This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

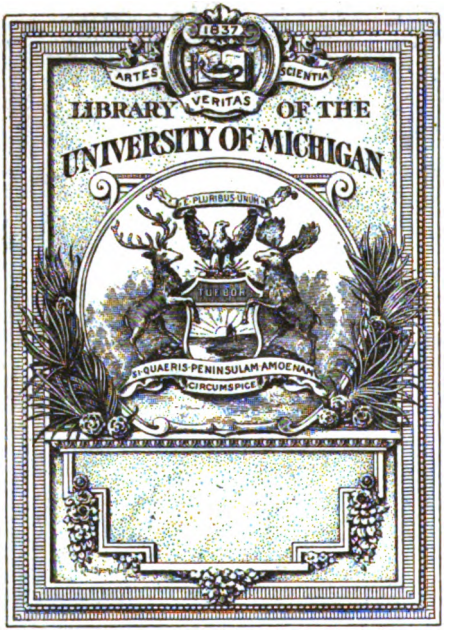
About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

BUHR B

a39015 00004299 7b

Digitized by Google



Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QL
1
.N22

Digitized by Google

Digitized by Google

MITTHEILUNGEN

AUS DER

13-174

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

FÜNFTER BAND.

MIT 32 TAFELN UND 9 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1884.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhalt des fünften Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 31. Januar 1884.

Seite

The mensenterial Filaments of the Alcyonaria. By E. B. Wilson. (With Plates 1 and 2.) 1

Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. Von F. Blochmann. (Mit Taf. 3.) 28

Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Von J. Frenzel. (Mit Taf. 4.). 50

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 5—11.)

IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier 102

V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri 152

VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier 161

Zweites Heft.

Ausgegeben den 8. Juli 1884.

Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Von L. Örley. (Mit Taf. 12 u. 13) 197

Zur Histologie der Siphonophoren. Von A. Korotneff. (Mit Taf. 14—19 und 9 Holzschnitten.) 229

Drittes und Viertes Heft.

Ausgegeben den 28. November 1884.

Über Infusorien des Golfes von Neapel. Von G. Entz. (Mit Taf. 20—25.) . 289

On a method for the silver staining of marine objects. By S. F. Harmer. 445

On the Visual Organs in Lamellibranchiata. By B. Sharp. (With Plate 26.) 447

Digitized by Google

Seite

Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere Scopelus. Pel C. Emery. (Con Taf. 27.) 471

Studies on Sponges. II—IV. By G. C. J. Vosmaer. (With Plates 28 and 29.) 483

Zur Anatomie des Balanoglossus. Von J. W. Spengel. (Mit Taf. 30.) . . 494

Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Von P. Schiemenz 509

On the Life-History and Development of the Genus Myzostoma (F. S. Leuckart). By J. Beard. (With Plates 31 and 32.) 544

Digitized by Google

The mesenterial Filaments of the Alcyonaria.

By

Edmund B. Wilson, Ph. D.

With Plates 1 and 2.

In studying the development of *Renilla* I was struck by the curious fact that the so-called dorsal pair of mesenterial filaments appear at different periods in the egg-development and in the bud-development.

In the egg-embryo they are the last to appear and develop much more slowly than the other six. In the buds, on the contrary, they are usually the first to appear, and always develop more rapidly than the others.

Since making these observations on *Renilla* — for a description of which I must refer to my paper in the Philosophical Transactions for 1883 — I have made farther observations which lead me to believe that this contrast in development between the egg-embryo and the bud exists in a considerable number of *Alcyonaria*, though not in all. In the egg-embryos of *Leptogorgia virgulata* Edw. and Haime, and *Clavularia ochracea* Koch, the development of these filaments is quite like that of *Renilla*. Hence we have representatives of three leading and widely different groups of *Alcyonaria* — namely, following KOCH's classification, the *Cornularida*, *Axifera*, and *Pennatulida* — which agree in this respect; and it appears probable that this mode of egg-development is characteristic of the entire order.

On the other hand, it is certain that in the bud-development the dorsal filaments are the first to appear in many *Alcyonaria* besides *Renilla*; and even where this is not the case, they usually develop more rapidly and always attain a greater length than the other six. For instance, KÖLLIKER observed that these filaments were fully formed in the buds of *Halisceptrum* at a time when not a trace of the other six could be made out, and I have observed the same in the buds of

Digitized by Google

Kophobelemnon and *Funiculina*. In *Alcyonium* and *Paralcyonium*, the dorsal filaments make their appearance at about the same time with the others (see fig. 3). Very soon, however, the dorsal filaments outstrip the others in development, so that when the bud is not more than half grown they may be several times as long as the latter (see fig. 4). In *Gorgonia* the filaments all appear at about the same time, so far as I could determine, and the dorsal pair become after a time longer than the others, though much less so than in *Alcyonium*.

In the development of these organs we have therefore a simple but rather striking case of contrast between the sexual and asexual reproduction of an animal, and the structure of the polyps is simple enough to warrant the hope that it may be possible to discover the cause of this contrast. For this reason I have studied at Naples the structure and development of the mesenterial filaments in several genera of *Alcyonaria*, and the novelty of the results has been unexpected. The result of this study has been firstly, as I believe, to show clearly the cause of the difference between the egg-development and the bud-development where this exists; secondly, to demonstrate that among the so-called mesenterial filaments of the *Alcyonaria* we have to distinguish two kinds of organs which differ fundamentally in structure, development, and function; and thirdly, to suggest certain comparisons between the *Anthozoa* and the *Enterocoela* which so far as I know have not hitherto been considered, and which involve an entirely new conception of the morphology of a polyp.

It has been noticed by nearly all observers of the *Alcyonaria* that the dorsal pair of filaments are invariably longer and narrower than the other six. It was observed also that they have a different structure from the others, though this difference has never been carefully investigated; indeed the mesenterial filaments in general have been little studied, many observers contenting themselves with the somewhat vague statement that »the filaments have the usual structure«. Nevertheless, the dorsal filaments have always been supposed to be of entodermic origin like the others — that is, simple thickenings of the edges of the dorsal septa, which are purely entodermic structures. I have however found that while this is strictly true of the six shorter filaments, the dorsal pair are, on the contrary, entirely of ectodermic origin, being unmistakably downgrowths from the invaginated ectoderm of the oesophagus. This curious fact, which I suspected but did not succeed in proving in the case of *Renilla*, shows that the dorsal filaments are morphologically quite different structures from the

Digitized by Google

six shorter filaments; and it now appears that their functions are as different as their structure. Before considering the minute structure of the filaments I will briefly describe their arrangement, which so far as known is uniform throughout the group. We may take *Alcyonium* as a type.

Fig. 4 represents from the inner or dorsal side a half-grown bud, in which the dorsal filaments are not yet fully developed, but which will sufficiently well show the arrangement of the organs. The free portion of the polyp — which is still very short — shows through the canals. The eight septa radiate from the oesophagus, *oe*, at nearly equal intervals, bearing upon their edges the mesenterial filaments. Six of these are short and thick, and in older polyps are always thrown into transverse folds. These are the entodermic filaments. The other two, *d.f.*, borne on the dorsal septa, are extremely long, slender and perfectly straight. They extend far back towards the hinder end of the stomach-cavity, one of them being usually longer than the other, as in the figure. These are the ectodermic filaments, or as I shall sometimes prefer to call them, the ectodermic bands.

Connecting with the polyp on all sides we see the network of entodermic canals through which it communicates with older polyps on each side, and along the middle dorsal line are the openings of similar canals not represented in the figure. This line of openings corresponds with a partition wall between two mature polyps, over and between which the younger polyp lies, and which for the sake of clearness are not represented in the figure.

The relations of this canal-system to the polyp-cavities vary widely among the *Alcyonaria*, and in these variations lies, as I believe, one of the chief causes of the differences between the bud-development of the various forms.

Methods.

After testing many preservative and staining fluids, the following methods were adopted as giving, upon the whole, the best results. The animals were suddenly killed by momentary immersion in a mixture of one part strong acetic acid and two parts of a concentrated solution of corrosive sublimate in fresh water. After being quickly washed they were transferred to a concentrated solution of sublimate in fresh water and left two or three hours; the internal cavities being injected with the solution, where this was possible. They were then thoroughly washed in running sea-water, then in distilled water, and finally

Digitized by Google

preserved in successive grades of alcohol. A weak solution of iodine in alcohol and sea-water also gives beautiful results, but is less certain in its action. For staining I have used GRENACHER's alum-carmine, borax-carmine, picro-carmine and KLEINENBERG's haematoxylin. Much the best results are obtained by the use of alum-carmine, but it must be used as quickly as possible, since the gelatinous tissue of the mesoderm is apt to shrink if the object be left too long in aqueous fluids. The tissues were decalcified with very weak nitric or hydrochloric acid in 90 per cent alcohol. For maceration, the HERTWIGS' well-known mixture of osmic and acetic acids gives good results.

I. Structure, development and functions of the six short or entodermic filaments.

a) Structure.

These filaments appear to have essentially the same structure in all of the forms which I have examined, including eleven different genera, and I will select *Paralcyonium* as type. It is not my purpose to give an exhaustive description of their structure, but only to describe their general features.

A transverse section through one of these filaments is shown in fig. 12. The septum, *s*, consists of a delicate lamella, covered on both sides by a pavement-epithelium. In the base of the latter, upon the ventral side, we see muscle-fibres in cross-section. The lamella may be followed out into the filament, where it gradually fades away. The filament is formed by a sudden expansion of the septum, the cells at the same time undergoing a total change of structure. At the back of the filament the cells assume a columnar form, but still remain clear and only slightly granular. At the sides and in front they become elongated and swollen, and their contents undergoes a great change. The cell-bodies stain deeply, so that in most cases the nuclei become obscured. As regards their contents, the cells appear mainly in two forms. In one form the cell is closely packed with deeply stained highly refringent spheroidal bodies. In the other form the cell-contents is only slightly granular and is uniformly and intensely stained. Both forms may be easily and completely isolated by maceration in HERTWIGS' mixture of osmic and acetic acids, and are then seen to bear a single cilium at the outer end, and to contain in the basal part a nucleus like the ordinary entoderm nuclei. At the base they sometimes appear

Digitized by Google

smoothly rounded, in other cases are attenuated and have short processes which are perhaps continuous with nervous fibrils.

Although typical examples of these two forms of cells are very distinct, there are nevertheless intermediate forms, and I am inclined to regard them as only different conditions in the activity of the same kind of cell. In many cases the cell is sharply contracted in the middle, so as to assume an hour-glass form, the lower division containing the nucleus. In such cells both divisions are sometimes filled with the refringent spheroids, but in other cases the latter are confined to the outer division, and the basal part is clear or slightly granular. Other cells have the usual form but their contents are confusedly granular, showing neither the sharply defined spheroids of the one form nor the uniform structure of the other. In many cases a close examination of the clear cells shows that they also are filled with the spheroidal bodies, but these are so slightly stained as to be barely visible.

These cells are evidently of the same nature as the two forms of »gland-cells« described by the HERTWIG brothers in the filaments of the Actinians, with which they agree in all respects except that I have been unable to see the protoplasmic network of the clear cells as plainly as it is figured by these authors.

Scattered irregularly through the filament are minute nettle-capsules (*n*). They are remarkable for their very small size, being smaller than the nuclei of the entoderm cells. They have an oval form and each contains a spirally coiled filament. In the minuteness and rarity of the nettle-capsules the mesenterial filaments of the *Alcyonaria* differ decidedly from those of the Actinians, and it seems possible that in the former group they are to be regarded as rudimentary organs.

Sensory cells, like those of the Actinians, I have been unable to find. The centre of the filament is occupied by a clear, apparently fibrous mass, in which are considerable numbers of characteristic entoderm nuclei.

b) Development.

I have already described the development of these filaments in *Renilla* (l. c.) — though I failed to perceive their fundamental difference from the dorsal filaments — and obtained strong evidence of their entodermic origin as local thickenings upon the edges of the septa. I found that the rudiments of the filaments, in some cases, made their appearance before the stomodaeum broke through, and while the invaginated ectoderm

Digitized by Google

was still everywhere separated from the entoderm by the supporting lamella[1]. In later stages however the filaments became perfectly continuous with the inner or ectodermic wall of the oesophagus, and it was owing to this fact that I failed to distinguish between the ectodermic and entodermic filaments, and was led to ascribe an entodermic origin to all of them.

At Naples I have examined the development of these filaments in the buds of *Alcyonium*, *Paralcyonium*, *Clavularia*, *Gorgonia*, *Kophobelemnon*, *Funiculina* and *Pennatula* and have obtained the clearest evidence that they are in all cases of entodermic origin. The best preparations are afforded by *Alcyonium*, which I will therefore first describe. In fig. 10 we have a longitudinal section through a bud of *Alcyonium*, showing the first rudiment of one of the ventral filaments at *e.f.* The same filament is represented more highly magnified in fig. 11. The ventral wall of the stomodaeum is shown in longitudinal section at *v.w.* It is composed of closely set, very long, columnar, ciliated ectoderm cells, each with a small oval intensely staining nucleus. Following these cells towards the inner opening of the oesophagus, we find that at the beginning of the septum they bend over the lower lip of the oesophagus and become continuous with the edge of the septum. The cells retain their characteristic peculiarities as far as the lip, but at this point undergo a decided change. In the region marked *in.* the cell-outlines cannot be distinguished, the nuclei become pale and indistinct and finally disappear. Then the characteristic entoderm nuclei suddenly appear, which differ entirely from those of the stomodaeal ectoderm. They are nearly twice as large as the latter, are only slightly oval, and stain very feebly. The outlines of the cells can only here and there be distinguished. They are polygonal or fusiform, and as shown in transverse sections, form a thin pavement epithelium. Altogether, the contrast between the cells of the septum and of the stomodaeum is unmistakeable.

Following the septum downwards we pass over a considerable region in which the edge of the septum is not at all thickened and is covered by ordinary entoderm cells. Just above *v* we find a few of the elongated characteristic »gland cells«, and a little farther down, at *e.f.*, is a considerable accumulation of these cells, forming the first rudiment of the filament.

These facts render it nearly certain that the filament is simply a

[1] See Phil. Trans. 1883, Pl. VIII, fig. 137, and Pl. XI, fig. 159.

Digitized by Google

local thickening of the edge of the septum. It seems incredible that the region between the stomodaeal ectoderm and the filament consists of ectoderm cells, derived from the former, which have lost their own characteristics and completely assumed those of entoderm cells, and this hypothesis is disproved by the following observations on *Funiculina*. In fig. 13 the entodermic filaments have not yet appeared in the youngest bud, A. As in *Alcyonium* we can follow the stomodaeal ectoderm, *v.w.* down to the lip of the oesophagus, where it becomes continuous with the border of the ventral septum, *v.s.* The contrast between the stomodaeal and the septal cells is of the same nature as in *Alcyonium*, though rather less marked. Beyond the lip we find only entoderm cells, and the limit between the two kinds of cells is sometimes sharply defined. In the next older bud, B, we observe quite similar facts, but the edge of the ventral septum is slightly thickened at *e.f.* some distance down the septum, and the nuclei are somewhat crowded. Finally, in the oldest bud, C, this thickening is more pronounced, and is shown to be the filament by the fact that it already contains solid food-particles inclosed in vacuoles, *v.* (see the following account of the functions of these filaments). There is no evidence whatever of a downgrowth of ectoderm cells, but the filament arises quite independently of the stomodaeum.

In *Kophobelemnon*, fig. 5, we find similar facts. In this case the entodermic and ectodermic nuclei are nearly of the same size but the contrast between the stomodaeal and septal cells is rendered very distinct by the circumstance that the latter contain considerable quantities of a yellowish pigment, in the form of small highly refringent pigment granules, which is completely absent from the former. The rudiment of the filament is shown at *e.f.*, at some distance from the oesophagus, and it consists entirely of entoderm cells. Below it, at *ov.*, are two embryonic ova.

These observations, taken in connection with those on *Renilla*, render it certain, I think, that the six short filaments have nothing to do with the stomodaeum and are strictly entodermic structures. The region marked *in.* in fig. 11 marks the limit between the ectoderm and entoderm cells, and apparently consists of partially or completely degenerated cells, originally derived from the stomodaeum.

c) Function.

Passing over the fantastic views of many early writers, we find

Digitized by Google

it to be now generally recognised that the mesenterial filaments of polyps in general play an important part in the functions of digestion — though exactly how, and to what extent, has until very recently been a matter of pure conjecture, owing to the great difficulty of observations upon living animals, and the lack of precise anatomical knowledge. The brothers HERTWIG, after studying in the most masterly manner the structure of many Actinians, came to the conclusion that the mesenterial filaments of these animals are at least very important organs of digestion; but exactly how their functions are performed was not determined, since their studies were anatomical rather than physiological. Much the most important evidence upon the subject has been brought forward by KRUKENBERG[1]. His important conclusion, based upon the physiological study of a considerable number of Actinians, is that the mesenterial filaments are not only unquestionably organs of digestion, but they are the only organs of digestion. His extensive experiments appear nearly or quite conclusive upon this all-important point. He found, farthermore, that digestion takes place only when the food comes into actual contact with the filaments, and that during digestion the filaments are wound about the food (»umstricken«).

So far as I am aware, I was the first directly to observe the action of the filaments during digestion, in the case of the Gorgonian *Leptogorgia virgulata* Edw. and Haime[2]. A young transparent polyp was fed with oyster eggs and observed under the microscope. The food was held for two or three hours closely clasped by the mesenterial filaments which were drawn closely together around the mass of eggs in the upper part of the stomach. Afterwards, a mass of refuse matter was passed out through the oesophagus and the filaments resumed their ordinary position. In this young polyp the dorsal filaments were still rudimentary. So far as could be determined the entoderm of the radial chambers took no part in the process of digestion, which was entirely performed by the six entodermic filaments. This is entirely in accord with KRUKENBERG's studies upon the Actinians.

Since these observations upon *Leptogorgia* (which have been long delayed in press) A. MILNES MARSHALL and WILLIAM P. MARSHALL

---

[1] Vergleichend-Physiologische Studien an den Küsten der Adria, I. Abtheilung, Heidelberg, 1880.

[2] Phil. Trans. 1883, p. 64.

Digitized by Google

have discovered, in *Pennatula* and *Virgularia*, foreign bodies, such as diatoms, actually embedded in the filaments[1]. Although they do not state in which filaments these bodies were found, it is clear from their figures that it was in the entodermic filaments. This indicated that during digestion solid matters are taken bodily into the filaments, and are probably actually engulphed by the cells *Amoeba*-fashion, as in many other *Coelenterata*. This very important observation I can fully confirm in *Alcyonium*, *Paralcyonium* and *Funiculina*, where diatoms and other solid foreign bodies may with the greatest clearness be seen enclosed in vacuoles within the entodermic filaments. In fig. 12 (*Paralcyonium*) we see a diatom and three other foreign bodies entirely imbedded in the substance of the filament, and similar bodies are seen at *v* in fig. 11 and 13. It is impossible to determine whether these bodies lie within or only between the cells, but the former seems from analogy probable. In *Paralcyonium* these bodies are sometimes very abundant, but they are always confined, so far as I have observed, to the entodermic filaments and never are found either in the dorsal filaments or in the general entoderm covering the septa and the body-wall.

From these facts it seems very probable that the digestive functions are performed by the entodermic filaments alone and never by the ectodermic filaments or the general entoderm. This conclusion accords entirely with the histological structure of these organs, and so far as the ectodermic filaments are concerned, is what we might expect from their embryological origin. The large granular cells, usually described as glandular, which form the great mass of the entodermic filaments, I am inclined to regard as cells which act like so many *Amoebae*, taking solid particles into their interior and there digesting them. In the ectodermic filaments such cells do not exist; and although it is difficult to prove a negative in such matters, the structure of the ciliated cells of which they are composed (see part II) is such as to indicate anything rather than a digestive function. The same is true of the general entoderm covering the septa and the body-walls. As I have said this entoderm has usually the form of a pavement-epithelium (compare figs. 5, 10, 11, 12). In some genera this epithelium is exceedingly thin, as in *Alcyonium* and *Paralcyonium*. In others it is thicker, either everywhere or in parts, especially in the upper part of the body-wall, and in some forms it be-

[1] Report on the Oban *Pennatulida*, Birmingham, 1882.

Digitized by Google

comes even columnar, though never to the same extent as in the Actinians. I am inclined to believe that this depends to some extent upon the state of contraction, and that when the polyps are fully expanded the epithelium is always comparatively thin. So far as I have seen, no gland-cells like those of the entodermic filaments are found in this epithelium, and no evidence of intra-cellular digestion can be discovered. Most of the cells composing the epithelium produce muscle-fibres at their inner ends — that is, they are myoblasts — and I have brought forward evidence (Development of *Renilla*, l. c.) to show that nearly or all of the musculature of the *Alcyonaria* is entodermic.

This histological differentiation in the entoderm I believe to be a fact of great significance, as pointed out in part V.

II. Development, structure and function of the dorsal or ectodermic filaments.

a) Development.

I have already shown that in *Renilla* and *Leptogorgia* the dorsal filaments first appear as two slight prominences upon the dorsal lip of the oesophagus [1], whence they grow backwards along the edges of the dorsal septa until they reach the posterior end of the polyp (or in *Renilla* the posterior end of the so-called polyp-cell). The same is true of *Clavularia*, as shown in fig. 1. The dorsal filaments, one of which is shown at *d.f.*, appear as two short prolongations from the lips of the oesophagus, and in later stages gradually extend downwards to the bottom of the stomach-cavity, but without losing their connection with the oesophagus. If a longitudinal section be made through the oesophagus and these rudimentary filaments, the latter are found to be simple continuations of the inner or ectodermic layer of the former. Their cells agree exactly with those of the inner layer of the oesophagus, and there is not the slightest trace of a limit between them; it is in fact impossible to say where the filament begins. On the other hand, they differ totally from the entoderm cells of the septum. The latter are flat and polygonal with large pale nearly round nuclei. The cells of the filament and of the inner layer of the oesophagus are of a high columnar form and possess small oval nuclei which stain very intensely. The contrast between these two kinds of cells is most striking and in properly prese.ved specimens appears at the first glance.

[1] Phil. Trans. 1883, figs. 117, 177.

Digitized by Google

The cells of the filament retain their characters in later stages, are uniform from one end to the other, and always may be followed directly up into the inner wall of the oesophagus. Hence there can be no doubt that the dorsal filaments of the egg-embryo are morphologically nothing but narrow prolongations, along the septa, of the inner layer of the oesophagus; and the latter is agreed by all observers to consist of ectoderm invaginated from the exterior.

Turning now to the development of the buds, we find precisely similar facts. In a very young bud of *Funiculina*, for instance (fig. 13, A) the dorsal filaments, *d.f.*, appear as slight knob-like outgrowths from the inner layer of the oesophagus. Everything I have said of the young dorsal filaments of *Clavularia* will apply equally well to the present case, and need not be repeated. A later stage in the bud of *Alcyonium* is shown in fig. 10. The dorsal filaments, *d.f.*, are considerably longer, and the six other filaments, one of which is shown at *e.f.*, have appeared. The histological structure is the same as in *Clavularia* in every detail, except that the contrast between the ectodermic cells of the filament and the entodermic cells of the septum is even more striking.

A still later stage in the bud of *Funiculina* is shown at B., fig. 13. The ectodermic filaments, *d.f.*, now extend to the bottom of the stomach-cavity, but their structure is quite unaltered and the characteristic columnar cells may be traced up without a break into the inner layer of the oesophagus, so that it is not possible to say where the filament begins. An older bud is shown at C, fig. 13, and a still later stage of *Kophobelemnon* in fig. 5. In the latter, especially, the dorsal filaments have attained an enormous length, but the histological characters are unchanged. In sections stained with GRENACHER'S alum-carmine or with haematoxylin, the contrast in appearance between these filaments and the entodermic structures is most striking. The former appear of an intense blue or purple color, from their closely-crowded deeply-stained nuclei, whereas the entodermic structures are pale, granular, usually much pigmented, and contain a much smaller number of nuclei. These facts show beyond the possibility of doubt that in the buds, as in the primary polyp, the dorsal filaments are ectodermic structures and are morphologically downgrowths from the stomodaeum.

If we examine the rudimentary individuals or zooids of the *Pennatulida* we find quite similar facts. It is a well known discovery of KÖLLIKER that the zooids of many species possess a single pair of fila-

Digitized by Google

ments, and KÖLLIKER has shown that these filaments correspond with the dorsal pair of the sexual polyps. I have examined the structure of these filaments in the zooids of *Pennatula*, *Funiculina* and *Kophobelemnon*, and find that they agree entirely in structure with those of the sexual polyps. Like the latter, the filaments of the zooids are downgrowths from the stomodaeum and are therefore ectodermic structures. Their cells are of a high columnar form with small intensely staining nuclei, and in longitudinal sections they are found to be continuous with the dorsal ectoderm of the stomodaeum. In fact, a longitudinal section through a zooid is absolutely indistinguishable from a corresponding section through a young sexual polyp before the appearance of the entodermic filaments, and A and B, fig. 13, would do equally well for figures of zooids, except for the rudiment of an entodermic filament in B.

b) Structure.

A comparison of the ectodermic filaments in various genera of *Alcyonaria* shows that they have almost precisely the same structure throughout the group. To illustrate this similarity I have given figures, drawn to the same scale with fig. 12, of transverse sections of these filaments in the sexual polyps of *Gorgonia* (fig. 6), *Paralcyonium* (fig. 8), a zooid of *Kophobelemnon* (fig. 9), and a young polyp of *Funiculina* (fig. 7). A glance at these figures shows that the structure is essentially the same in all — though these genera represent three widely different families — and differs entirely from that of the entodermic filaments (fig. 12). The filament consists of two entirely different portions. Much the greater part consists of high columnar cells, each with a small oval intensely stained nucleus and a single powerful cilium at the outer end. The nucleus is usually situated in the middle or basal part of the cell and seldom in the outer third; so that in sections the outer part of the filament appears clear, contrasting sharply with the inner two thirds where the nuclei are closely packed together. These cells are quite similar to those of the inner layer of the oesophagus, and obviously represent the ectodermic downgrowth from the stomodaeum.

The columnar cells are arranged so as to form a long solid band on the edge of the septum, which I shall call the ectodermic band. As seen in sections, this band has a bilobed form — or in other words, a longitudinal groove runs along its middle. The form of the groove varies greatly according to the state of contraction. The most usual form is shown in fig. 7 (*Funiculina*), but the groove may be much more

Digitized by Google

pronounced, so that the band assumes a Y-form, or it may be completely obliterated, as in fig. 8 *(Paralcyonium)*. It is difficult to determine its exact form in living specimens, but it is certain that the groove is usually very distinct.

The nuclei of the band are arranged in two lateral groups to correspond with the two external lobes. Between these two groups is a clearer obscurely triangular mass, the structure of which I have not been able clearly to make out, but which would well repay investigation. In *Gorgonia* a few pale rounded bodies may be seen in it, which are apparently nuclei. In *Paralcyonium* very similar nuclei occur, and in addition a number of bodies which have the appearance of columnar cells. It is possible that these structures may be some kind of a nervous apparatus.

The second part of the filament consist of ordinary flattened epithelial cells like those covering the faces of the septa. As the supporting lamella reaches the ectodermic band the entoderm cells spread out on each side in a thin layer covering the back of the band. They spread out laterally for some distance and then end abruptly. Usually they form only a single layer, but in *Gorgonia* (fig. 6) the cells are in some places more than one layer deep. They differ in no respect from the ordinary entoderm cells, and usually have a flattened form.

The contrast between the entodermic and ectodermic elements of the filament is very striking and is so clearly shown in the figures that no description is necessary. In *Gorgonia* especially (fig. 6) the two kinds of cells are extremely unlike; in other genera the difference is not so great, but is nevertheless apparent at a glance. Of the very marked difference between the cells in their behavior towards staining fluids I have already spoken.

c) Function.

The embryological origin of the ectodermic filaments, the absence of »gland-cells« and of foreign bodies, and the fact that these filaments alone appear in the zooids of *Pennatulida* (which so far as known take no part in the ingestion of food) form a rather strong body of evidence that they are not concerned in the process of digestion. Their structure at once suggests that they are organs of circulation, and direct observation, so far as it goes, confirms this suggestion.

If a fully expanded living polyp of *Alcyonium* or *Paralcyonium* be examined under the microscope, the currents in the gastric fluid can easily be observed. The general direction of these currents is upwards

Digitized by Google

along the septa and body-wall, and downwards in the middle of the stomach-cavity and along the entodermic wall of the oesophagus. If the entodermic filaments be closely examined, they are not found to produce strong and definite currents, though they are sparsely ciliated. Indeed, this would be nearly impossible because they are constantly changing their form as they are thrown into various convolutions by the contractions of the septa. The straight ectodermic filaments present a very different appearance. Along the ectodermic bands we may observe constant and powerful upward currents, which may be clearly seen by observing the particles suspended in the gastric fluid. These particles often get into the groove of the filament and may be followed, sometimes for a long distance, as they move rapidly upwards. In one case I observed a *Paralcyonium* in which the gastric fluid was so heavily laden with particles as to appear quite cloudy. In the grooves of the ectodermic bands constant processions of these particles could be seen coursing rapidly upwards and following the slight undulations of the filaments with the greatest precision. At the upper extremity the currents are discharged upon or into the lower end of the oesophagus, which is usually held widely open, and then join the descending currents along the middle of the gastric cavity.

I was so fortunate as to procure a small transparent specimen of *Veretillum* in which the circulation could be clearly seen. In the sexual polyps the circulation was precisely as in *Alcyonium*. The zooids, as in many other *Pennatulida*, possess a well-developed pair of dorsal filaments. The currents along the ectodermic bands in the zooids, as in the sexual polyps, are directed strongly upwards.

These observations are enough to afford a strong presumption that the action of the cilia of the ectodermic bands is upwards in a large number of *Alcyonaria*, since it is true in the *Alcyonida* and *Pennatulida* and in the zooids as well as in the sexual polyps, and the dorsal filaments have everywhere the same structure and relations. Moreover, it follows that the same is probably true in the young buds, which, as I have elsewhere pointed out, are identical structurally and physiologically with the zooids of *Pennatulida*.

Whether the direction of the currents is ever reversed I do not know, but I have examined many different individuals at different times and have always found it constant. This may possibly happen when the polyps are contracted, but in this condition they cannot be observed.

The general entoderm is also ciliated, but to what extent I cannot

Digitized by Google

say, since the cilia, unlike those of the dorsal filaments and of the stomodaeum, cannot be well preserved and are not visible in sections. I think it probable from a study of living animals that the general currents of the gastric fluid are produced by the cilia of the general entoderm, and tend simply to keep this fluid everywhere uniform. The object of the currents produced by the ectodermic bands is probably more special, as pointed out in part III.

III. Application of these results to special morphological problems.

We are now in a position to consider the question why the dorsal filaments should show a tendency to earlier and more rapid development in the buds, and we have not far to seek for the answer. The egg-embryology may be taken to represent more nearly the phylogenetic development, and the presumption is that the late appearance of the dorsal filaments is the more primitive condition — a conclusion supported by other considerations given in part IV. Hence their early development in the bud is probably due to some special physiological condition existing in the bud and not in the egg-embryo. A moment's consideration shows that this condition is the need for food. All known egg-embryos of *Alcyonaria* are abundantly supplied with deutoplasm which is sufficient for their needs until the young polyps are able to eat for themselves. The bud-embryo, on the contrary, has no deutoplasm but is dependent upon nutritive fluids brought from the feeding-polyps by the circulatory organs. Hence the early development of the ectodermic filaments, and hence also their appearance in the zooids of *Pennatulida*, which remain permanently in the condition of young buds. The zooids progress in their development simply to the point where their circulatory organs become established. To advance beyond this point would be a sheer waste, since the entodermic or digestive filaments would be of no use to an organism which never takes in food from the exterior.

We can now understand why the action of the cilia of the ectodermic bands should always be upwards. It has been pointed out especially by Koch[1] that the budding of the *Alcyonaria* is seldom or never

[1] Anatomie der *Clavularia prolifera*, nebst einigen vergleichenden Bemerkungen, Morph. Jahrb. Bd. IV, p. 467.

Digitized by Google

direct. That is, the buds do not as a rule arise as direct outgrowths from older polyps, but by means of an interposed network of entodermic canals. This is shown for instance in fig. 3, where the young polyp is seen to arise in the middle of a canal-system which communicates with the cavities of older polyps.

Now we find, as a rule, that the canal-system communicates with the basal part of the zooid or young bud (see fig. 13), and hence the food-supply must enter at this part of the bud. The most active part of the bud or zooid is however at the opposite end where the powerful ciliated cells of the oesophagus, which draw in the water, are in a state of intense though intermittent activity, and where the organs of the young polyp are developing. It seems therefore clear that it must be advantageous to have strong and steady currents flowing from the basal to the upper part of the stomach-cavity — and this is effected by the ectodermic bands of the dorsal filaments. In some cases these organs actually extend out into the canal system. In fig. 5 (*Kophobelemnon*) the enormously developed dorsal filaments, *d.f.*, extend far out into the canal-system. The communications of this system with the main longitudinal canals of the colony are shown at *a*, *a*, *a*, and an inspection of the figure will show, I think, that the upward currents along the ectodermic bands must tend to transport the nutritive fluids from the canal system to the upper portion of the bud where development is actively going forward. In other cases the dorsal filaments may be followed down to the very mouths of the canals, but there stop, as I have observed in *Gorgonia*.

As a rule, however, the dorsal filaments extend only to the base of the polyp, as shown in fig. 13, but even here it seems clear that their action must tend to bring about the same result. In the adult polyps this is always the case, so far as known, and we can now understand the object of this arrangement. It must often happen that certain polyps of a colony obtain a larger supply of food than others, though it is clearly advantageous that all should be equally well-fed. The nutritive fluids derived from these polyps must pass into the canal-system, though we are entirely in ignorance as to how this is effected — whether by the contraction of the polyps, or by a reversed action of the cilia, or by a specialisation of certain canals for this purpose. But, however this is effected, it seems pretty clear that the less well-fed polyps profit by the fact that the ciliated bands extend down to the region where they communicate with the canal-system.

We may now inquire after the cause of the exceptions to the general rule that the dorsal filaments are the first to appear in the buds, and

Digitized by Google

why it is that the zooids of some *Pennatulida* do not possess these organs. The defective state of our anatomical knowledge will not admit of a complete explanation, but in most cases it appears tolerably clear. In *Alcyonium* the cause appears to lie in the circumstance that the canal-system communicates on all sides with the bud, which moreover lies at the same level with the canals. We see in fig. 3 that the dorsal filaments, *d.f.*, are still rudimentary, though the entodermic filaments are well-developed. If we compare this figure with fig. 13 (*Funiculina*) we see that the relation of the bud to the canal-system is entirely different in the two cases; so that, while in *Funiculina* the upward currents are clearly advantageous, in *Alcyonium* they could be of no use. Hence the rudimentary state of the dorsal filaments in the latter. If, now, we examine a later stage of *Alcyonium* (fig. 4) we find that the dorsal filaments, *d.f.*, have far outstripped the others. We find also that the bud has now a different relation to the canal-system. The canals still communicate on every side with the bud, but the latter has elongated in such a way that the oesophagus and growing parts are situated quite at the upper end. The principal nutritive supply must hence come from below, and the dorsal filaments have therefore elongated to produce the necessary upward currents.

If the position of the dorsal filaments be examined it is found to be the most advantageous possible. The canal-system communicates with the polyp not only along the sides but also along the middle dorsal line through the round openings represented in the figure between the dorsal filaments. Hence each filament lies between two rows of openings, and the advantage of this arrangement is obvious.

We may now consider two other exceptions namely *Paralcyonium* and *Gorgonia*. Here, as in *Alcyonium*, the dorsal filaments appear at the same time with the others, and only in later stages become distinctly longer. The case seems a difficult one at first, because here as in *Funiculina*, the communication with the canal-system is at the base of the bud. But the explanation is clear, though different from that of the *Alcyonium*-development. The canal-system of *Paralcyonium*, as pointed out by KOCH, is reduced to a to nothing more than a series of large holes which open directly into the cavity of the older polyp. The currents of the latter can therefore flow directly into the bud, as I have observed in living specimens. In fact, the bud is only separated from the main polyp by two or three delicate strands of tissue which can scarcely afford a resistance to the passage of the nutritive fluids. More-

Digitized by Google

over, the oesophagus extends far downwards, so that the dorsal filaments, even when very short, extend nearly to the base of the bud. Hence the upward currents are unnecessary until the bud elongates considerably, and the ectodermic bands therefore elongate only in later stages.

In *Gorgonia* the canal-system is well-developed, but the oesophagus extends even farther inwards than in *Paralcyonium*. Hence in this case also the upward currents are at first unnecessary and the elongation of the filaments takes place only in later stages.

Turning now to the zooids of the *Pennatulida* we find similar conditions. The general rule is that they communicate by their bases with the canal-system, and the dorsal filaments, when present, extend to the bottom of the stomach-cavity, sometimes attaining an enormous development. If my hypothesis be correct, we should expect to find in those zooids which do not possess the filaments, special physiological conditions which obviate the need for definite upward currents. I have myself investigated only one such case — the zooids namely of *Renilla* — and we can here clearly perceive such conditions. The zooids of *Renilla* are not elongated and open directly into the cavities of the feeding polyps without the interposition of a canal-system[1], so that as in the young bud of *Paralcyonium* the fluids can pass directly into the zooid.

For the zooids of other *Pennatulida* I must refer to KÖLLIKER's great work, in which however the anatomical relations are not always described with sufficient minuteness to clear up the present point. Looking through his descriptions we find that the zooids can be thus grouped:

A. Zooids with filaments.

Pteroides (zooids of the »Zooidplatte«)

Pennatula	*Funiculina*
Ptilosarcus	*Kophobelemnon*
Halisceptrum	*Policella*
Pavonaria	*Veretillum*
Halipteris	*Stylobelemnon*

B. Zooids without filaments.

Pteroides (Ventral zooids, zooids of the »Kiel« and of the upper face of the leaves).

[1] See also KÖLLIKER's Pennatuliden, p. 273.

Digitized by Google

Leioptilum *Virgularia*
Sarcophyllum *Acanthoptilum*
Renilla

With the single partial exception of *Stylobelemnon*, in which some of the zooids are said to open directly into the sexual polyps, the zooids of list A communicate at their bases with the feeding polyps only through the finer canal-system.

We will examine separately the zooids of list B.

The case of *Pteroides* is very important since both forms of zooids coexist in the same colony. Those of the »Zooidplatte«, which alone possess filaments, open into a spongy network of canals. All of the other zooids open either directly into the feeding polyps, or by means of a short canal, directly into the main longitudinal canals. This is obviously a strong confirmation of my hypothesis. The zooids of *Virgularia* are stated to open either directly into the polyps, or in some cases into the canal-system. The anatomical relations of *Acanthoptilum* are not described, and the case of *Renilla* I have already considered. The zooids of *Leioptilum* and *Sarcophyllum* possess no filaments and nevertheless open into the canal-system. This case I am unable to explain as it stands.

Upon the whole, I think, these facts lend support to my hypothesis, as to the office of the filaments in the zooids; and the case of *Pteroides* tells strongly in its favor. It may perhaps be justifiable to expect that the two adverse cases may in future be explained by the discovery of special conditions which cannot be perceived from KÖLLIKER's brief and general descriptions.

Lastly we may consider the significance of the position of the ciliated bands. It is a striking fact that in *Alcyonarian* colonies the dorsal radial chamber appears to be always turned in a definite direction. In the penniform *Pennatulida* it seems to be always turned forwards — i. e. towards the tip of the colony. In compact colonies, like *Sarcophyton*, *Heliopora*[1], *Alcyonium*, *Paralcyonium*, the dorsal chamber is turned towards the axis of the colony in the »polyp-cell« and hence upwards in the free part of the polyp. The same is true of *Veretillum* which forms a compact mass like an *Alcyonium* branch. The foregoing considerations enable us to understand why the ectodermic bands should be placed upon the dorsal septa. If we examine a branch of *Alcyonium* (fig. 15) we observe that the young buds, *p.*, always arise in the angle between two older buds

[1] MOSELEY, Phil. Trans. Vol. 166, Part I, p. 121.

Digitized by Google

— that is directly over the partition which separates the latter — and in cross-sections we find that the young buds overlap, to some extent, the older buds, so as partially to include them within the branch. If we follow out in imagination the farther growth of the colony, we see that sooner or later the older polyps must become enclosed within the branch by the younger ones lying outside them. Hence each polyp is at the sides and within the branch (i. e. the side turned towards the axis) adjacent to two older polyps. The canal-system, by which the younger and the older polyps communicate, lies partly at each side of the former, and partly in the partition between the two older polyps, opening into the young polyp along the sides and along the middle dorsal line as shown in fig. 4. A little consideration will show that if the office of the ectodermic bands be to conduct the nutritive fluids derived from older polyps to the upper part of the young bud, then their most advantageous position is on the dorsal septa, since in the typical arrangement, as shown in fig. 4, each dorsal septum lies between two rows of openings by which the nutritive fluids make their entrance. This explanation will apply also to other compact colonies.

If, as seems probable, a form like *Veretillum* has given rise to the penniform *Pennatulida* through forms resembling *Kophobelemnon*, then the position of these filaments in the Penniformes is probably due to simple inheritance. We can perhaps explain the fact that in some of the Penniformes the dorsal filaments are extremely unequal. In fig. 14 I have diagrammatically represented six polyps from a leaf of *Halisceptrum*, as described by KÖLLIKER. Each polyp has one long and one short filament. The six polyps fall obviously into two groups of three, in each of which the oldest is at the right. In some cases these groups consist of as many as seven or eight polyps. The polyp-cavities open directly into one another by perforations in the partition-walls between them, as represented by the broken lines in the diagram.

The important point to observe is that in each polyp the filaments on the right side extend along the whole length of the partition which separates it from an older polyp; and the advantage of this arrangement is obvious when we consider the direction of the currents. This arrangement is probably to be regarded as a secondary one specially acquired by some of the Penniformes.

IV. Phylogeny of the mesenterial filaments.

The late appearance of the dorsal filaments in the egg-embryology

Digitized by Google

indicates that they have been acquired at a recent period, and later than the entodermic filaments. From the nature of their function it is highly probable that they only assumed their present structure after the establishment of the colony-forming habit, and we can therefore hardly expect to find exactly similar organs in the Actinians. Through the courtesy of Dr. ANDRES I have been enabled to examine sections of *Edwardsia*, an eight-rayed solitary polyp which is in certain respects intermediate in structure between the Actinians and *Alcyonaria*. So far as could be observed the eight filaments are quite similar, and the same is true of the more typical Actinians. We should expect to find the same in solitary *Alcyonaria* like *Monoxenia*, provided these are primitive forms. It is however quite possible that the solitary *Alcyonaria* have lost the habit of forming colonies, and in this case we should expect to find the usual arrangement as a result of inheritance. On the other hand, it would be most interesting to search for the analogues of the ectodermic bands among the colony-forming *Zoantharia*.

The HERTWIG brothers have described the filaments of Actinians as consisting of three portions (as seen in transverse section). The middle part (»Nesseldrüsenstreifen«) consists largely of »gland-cells« and nettle-cells, is closely similar in general structure to the entodermic filaments of *Alcyonaria*, and is believed by the HERTWIGS to be especially concerned in the process of digestion. The two lateral lobes (»Flimmerstreifen«), on the other hand, possess to the minutest detail the histological structure of the ectodermic bands of *Alcyonaria*, and are believed to be organs of circulation.

I would suggest that it is in a high degree probable that the lateral lobes or »Flimmerstreifen« of Actinians, at least in the principal or complete septa, are the homologues of the ectodermic bands of *Alcyonaria*, and are likewise ectodermic downgrowths from the stomodaeum, and that the central lobes or »Nesseldrüsenstreifen« are homologous with the entodermic filaments. As the HERTWIGS have described[1], if we follow the filament upwards towards the oesophagus the central lobe disappears and only the lateral lobes remain. The filament is then closely similar to the dorsal filaments of *Alcyonaria*, which are always bilobed. If we follow the filament downwards, the lateral lobes disappear and the middle lobe remains.

[1] Jenaische Zeitschr. XIV, 1880, p. 561.

Digitized by Google

The filament is then essentially similar to the entodermic filaments of *Alcyonaria*.

The truth of this surmise can only be tested by embryological studies, and it is a source of the greatest regret to me that Dr. ANDRES's very important studies upon the embryology of Actinians are still too incomplete to be decisive upon this point. I have however his permission to state that he has a certain amount of evidence that the upper part of the filaments of the six principal septa is derived by a downgrowth from the ectoderm of the stomodaeum. If this is shown to be true by later studies it will practically establish the homology here proposed and will be a most important indication of the descent of *Alcyonaria*.

HEIDER[1] came to the interesting and important conclusion that the filaments of *Cerianthus* are entirely of ectodermic origin, on the ground that they are continuous with the inner layer of the oesophagus and possess the same histological structure. But the HERTWIGS justly object that this conclusion cannot be accepted on histological grounds alone and without knowledge of the embryology, and it is farthermore partly in direct opposition to their observation that the filaments of *Cerianthus* possess the usual three portions. The HERTWIGS object farther that in *Sagartia parasitica* the filaments have the same structure upon the incomplete septa which do not reach the oesophagus, so that an ectodermic origin in this case would seem to be excluded. This may be true of the incomplete septa, but I cannot agree with the HERTWIGS that it is therefore necessarily true also of the complete septa.

If my comparison be a just one, then the phylogenetic origin of the ectodermic filaments of *Alcyonaria* may readily be explained. There can be no doubt that the compound *Alcyonaria* are derived from solitary forms, which probably possessed eight similar filaments, each consisting of an ectodermic circulatory part and an entodermic digestive part. As the colony-forming habit became established, bringing with it the need for specialised organs of circulation, a physiological division of labor took place among the filaments. In the dorsal pair the ectodermic part gradually supplanted the entodermic, while the reverse process took place in the other six. We might naturally expect to find some record of this in the embryology, but the investigation has great inherent difficulties and I have not been able to find such a record. Possibly the

---

[1] *Cerianthus membranaceus* Haime, Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitz. der k. Akad. d. Wiss., I. Abth. März-Heft, Jahrg. 1879.

Digitized by Google

region of degenerated ectoderm cells marked *in.* in fig. 11, represents the original ectodermic part of the ventral filament, but this is uncertain.

V. The relations of the Anthozoa to the Enterocoela.

The fact that the digestive functions are confined to the mesenterial filaments suggests certain comparisons between the *Anthozoa* and the higher animals to which I wish to call attention, not by way of setting up a completely formulated theory, but only as a suggestion for farther investigation of the facts.

If we consider the entodermic filaments or their representatives physiologically, we must regard them as the representatives of the alimentary canal of higher animals, and I would suggest that they are not only physiologically but also morphologically the equivalents of the enteron of Enterocoela. If we imagine the filaments to fuse together by their edges and lower extremities, we should have a digestive tube, surrounded by closed cavities in the walls of which are developed the muscles. During digestion, as I showed in the case of *Leptogorgia*, the filaments are closely approximated around the mass of food, so that when in this condition they practically form a tube. And I have observed in two different genera that the filaments do sometimes actually fuse together, as shown for instance in *Alcyonium*, fig. 3, at *v.l.f.*

If this be so, then the radial chambers of an Anthozoan correspond with the mesodermic diverticula of *Enterocoela*, a view which has already been more or less distinctly enunciated by several writers. Morphologically we may regard the radial chambers as diverticula from the primitive enteron. If we compare in *Alcyonaria* the histological structure of the walls of these chambers with that of the entodermic filaments, we find that the difference is exactly comparable with the difference between the mesodermic diverticula of *Sagitta* or *Amphioxus* and the walls of the enteron. The cells of the radial chambers, like those of the mesodermic diverticula, give rise to the muscular system, and according to the same type of histological differentiation; whereas the cells of the filaments, like those of the enteron, become specialised for the performance of the digestive functions. If the radial chambers became closed by the union of the mesenterial filaments, no-one would hesitate, either upon embryological, histological or physiological grounds,

Digitized by Google

to consider the radial chambers as a true coelom and their walls as a true mesoderm homologous with that, for instance, of *Amphioxus* or *Phoronis*.

We can carry this suggestion a step farther. With the exception of the anomalous *Haimeida* (which are very imperfectly known) all *Alcyonaria* show a pronounced bilateral symmetry. The cross-section of the body is more or less oval, the longer axis corresponding with the so-called dorso-ventral plane, and the mouth is greatly elongated in the same plane. With respect to this plane all of the organs are arranged in a bilateral symmetry, which is expressed not only in the adult structure but also in the embryology, as I have shown in the case of *Renilla*. We can therefore distinguish two terminal unpaired radial chambers and a series of paired lateral chambers. This suggests a direct comparison between the lateral radial chambers and the somites of segmented animals. Such a comparison may appear at first sight highly improbable. But if we compare the ideal section of a primitive eight-rayed polyp shown in fig. 16 with the embryo of *Peripatus*, as figured in BALFOUR'S recent remarkable paper[1], or with HATSCHEK'S figure of the embryo *Amphioxus*[2], the comparison loses some of its apparent absurdity. The similarity between the *Peripatus* embryo and the polyp is striking. Each has three lateral chambers (somites of *Peripatus*) derived in both cases, so far as the evidence shows, as outgrowths from the archenteron. Each has a slit-like primitive mouth, divided into a well-marked anterior and posterior division[3]. In *Peripatus* this primitive mouth closes in the middle, the anterior part becoming the embryonic mouth, the posterior part the embryonic anus. In *Alcyonaria* it does not close, but the two portions persist and perform different functions during a part or the whole of the life of the organism. It is well known that in many *Alcyonaria* there is a strongly marked ciliated groove, or rather a partly closed tube, on the »ventral« side of the oesophagus[4]. This division of the oesophagus performs the function of drawing water into the stomach, while the »dorsal« division is concerned with the ingestion of food. If these two

[1] Quart Journ. Micr. Sci., April 1883. Plate XX. fig. 35.

[2] Arb. d. Zool. Inst. Wien, Bd. IV, Heft I, Taf. IV, Fig. 47.

[3] In the diagram the mouth has very nearly the actual form it possesses in *Alcyonium* and many other *Alcyonaria*.

[4] See, for a brief notice of this structure a recent paper by HICKSON in the Proc. Roy. Soc. No. 226, 1880.

Digitized by Google

divisions should become morphologically as well as physiologically distinct by a longitudinal splitting of the oesophagus, accompanied by a fusion of the mesenterial filaments, we should have an animal with stomodaeum and proctodaeum, a closed mesenteron, and paired mesoblastic somites. — Assuming for the moment the probability of such a view, we may ask whether we can find any indications which division of the oesophagus is to be regarded as the anterior one — that is as the stomodaeum. In the *Alcyonaria* no such indications exist, on account of the great abbreviation in the development, but in the *Cerianthidae* we may possibly find the key to the problem. In this group a ciliated groove exists, as in *Alcyonaria*, and according to the HERTWIGS is situated upon the same side of the oesophagus, that is, the ventral. The principal septa decrease regularly in size from the ventral to the dorsal side, and the HERTWIGS conclude that this represents the order of their development in the embryo. In other words, the dorsal chambers are the youngest, like the posterior somites of Annelides or Arthropods. Hence, according to the view here suggested, the ventral division of the oesophagus would represent the stomodaeum, and the dorsal division the proctodaeum. — This view, if it should be shown to be well-founded, would involve a completely new conception of the structure of a polyp. The so-called oesophagus would represent the united stomodaeum and proctodaeum of higher animals, and the so-called anal pore of *Cerianthus* would not be in any way morphologically comparable with an anus. The so-called dorsal and ventral surfaces would be respectively the posterior and anterior extremities, the oral face would be ventral, and the base or aboral extremity dorsal. The radial chambers and posterior part of the stomach would represent the coelom, and the space between the mesenterial filaments would correspond with the cavity of the mesenteron.

It is perhaps hardly necessary to add that this comparison was first suggested to me by BALFOUR'S remarkable observations upon the development of *Peripatus* (edited by MOSELEY and SEDGWICK) and that it accords fully with his conception of the transition from radiate to bilateral animals. The comparison of the radial chambers of polyps with the somites of *Peripatus* has, so far as I know, never been published. It was however suggested by Mr. ADAM SEDGWICK in an oral communication to the Royal Society, in Dec. 1882, and at the same time he called attention to the possible significance of the ventral groove of the oesophagus (in *Peachia*). To him therefore belongs whatever credit may attach to the origination of this comparison.

Digitized by Google

The state of our knowledge is too imperfect to admit of this suggestion being fully carried out at present, but I submit that the evidence is quite sufficient to warrant farther examination of the comparison.

Naples, Sept. 14, 1883.

Explanation of the Figures.

All of the figures, except the diagrams Nos. 14, 15 and 16, are drawn with the camera lucida. To avoid needless repetition, the general figures 5, 10 and 13 have each been constructed from two or three sections, and the histological detail in these figures is necessarily somewhat diagrammatic, although conveying a faithful picture of the points which are important for my purpose. The lettering, which is uniform throughout, is as follows.

a. a. Openings of the finer canal-system into the main longitudinal canals.
c Branches of the canal-system.
cx. Calyx-teeth of the bud.
d.f. Dorsal or ectodermic mesenterial filaments.
d.s. Dorsal septa.
d.w. Dorsal wall of stomodaeum.
ec. Ectoderm.
e.f. Entodermic mesenterial filaments.
en. Entoderm.
m Mouth.
mes. mesoderm.
n Fine branches of the canal-system.
oe Oesophagus.
ov Ova.
s Septa.
sp. Spicules.
v Vacuoles in the entodermic filaments containing foreign bodies.
v. s. Ventral septa.

Plate 1.

Fig. 1. Young polyp of *Clavularia ochracea*, 14 days old, before the appearance of the stolon. Drawn from a preserved specimen. The dorsal filaments, *d.f.*, are less than half as long as the others. The line from *e.f.* extends to the dorso-lateral entodermic filament. $\times$ 65.

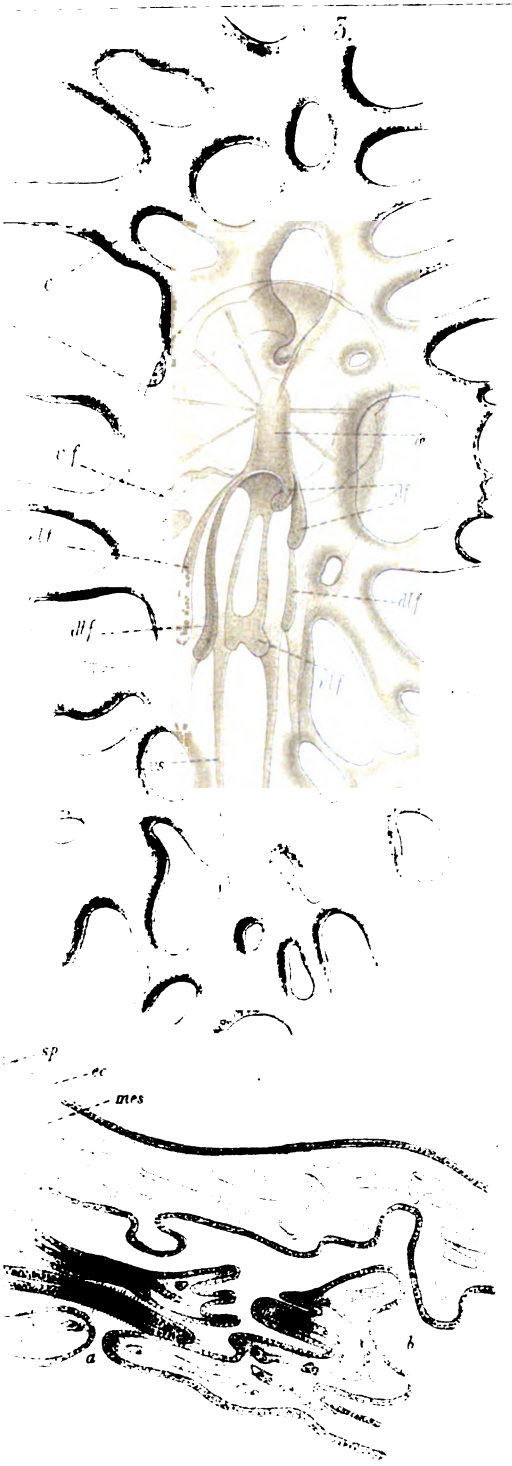
Fig. 2. A longitudinal dorso-ventral section through the same individual, passing through the whole length of the dorsal filament, *d.f.*, and showing the connection of one of the ventral filaments, *e.f.*, with the oesophagus. $\times$ 130.

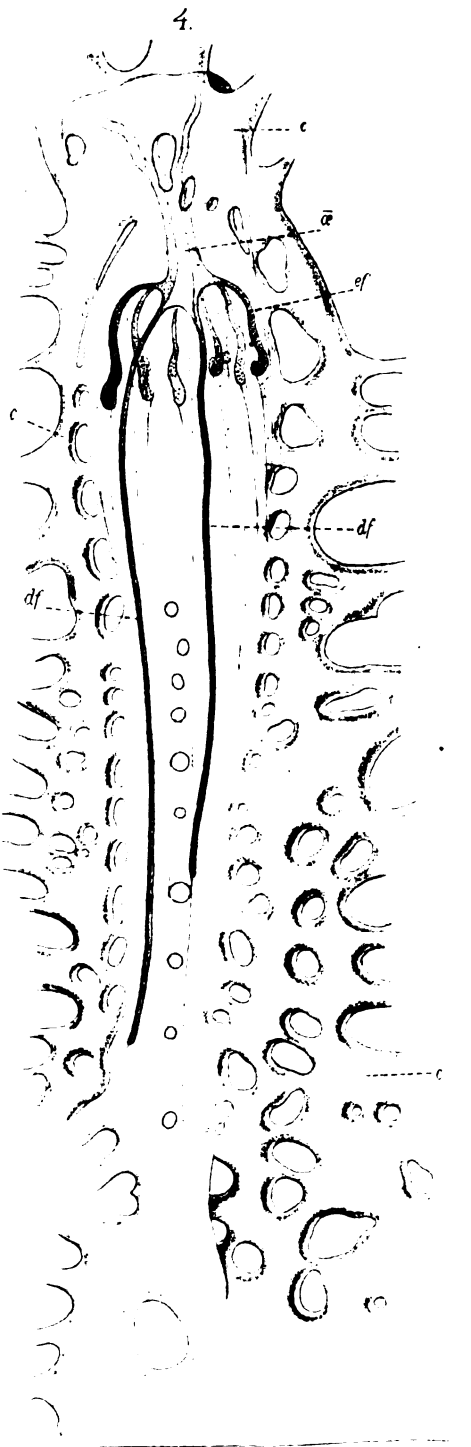
Fig. 3. View from the dorsal or inner side of a young bud of *Alcyonium palmatum* and a portion of the canal-system with which it is connected. The rudimentary dorsal filaments are shown at *d.f.*; *vl.f.* are the ventro-lateral, *dl.f.* the dorso-lateral, and *v.f.* the ventral filaments. The ventral and ventro-lateral filaments of one side have fused together. $\times$ 80.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

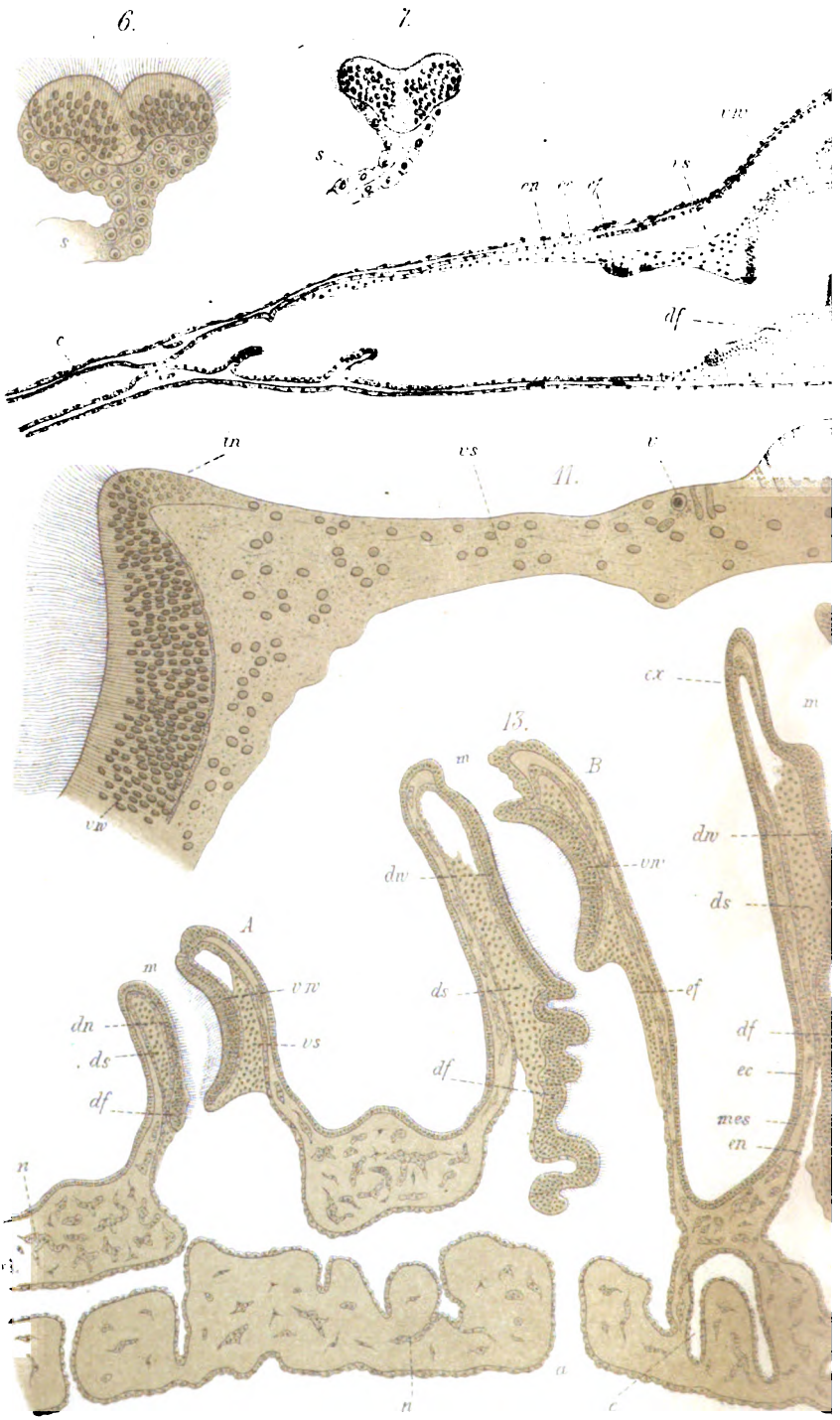




Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 4. Similar view of a much older, nearly half-grown bud of the same species. $\times$ 25.

Fig. 5. Longitudinal section through a young sexual bud of *Kophobelemnon* from the lower part of the polyp-bearing region. The oesophagus is obliquely cut so that its communication with the exterior does not appear (for this see figs. 10. 13). The whole length of one of the dorsal filaments, *d.f.*, is shown, extending downwards into the canal-system. The latter communicates at *a*, *a*, with the main longitudinal canals, and at *b* with the next younger polyp below. The upper part of the section is at the left hand. $\times$ 80.

Plate 2.

Fig. 6. Cross-section through the dorsal filament of *Gorgonia verrucosa*. $\times$ 400.

Fig. 7. Similar section through the dorsal filament of a young sexual polyp of *Funiculina*. $\times$ 400.

Fig. 8. Similar section through the dorsal filament of *Paralcyonium*. $\times$ 400.

Fig. 9. Similar section through the dorsal filament of a zooid of *Kophobelemnon*. $\times$ 400.

Fig. 10. Longitudinal section through a bud of *Alcyonium palmatum* slightly older than fig. 3. To the right — which is the side turned towards the end of the branch — the cavity of the bud overlies an older polyp, *P*, and at the left or lower end it communicates with the canal-system. $\times$ 80.

Fig. 11. More highly magnified view of the rudiment of the ventral filament shown at *e.f.* in fig. 10., showing its connection with the ventral wall of the oesophagus *v.w.*, at *in*. At *v* is a vacuole containing a foreign body. $\times$ 400.

Fig. 12. Cross-section of one of the entodermic filaments of *Paralcyonium*. At *d* is a diatom embedded in the filament. *nc.* nettle-capsules. $\times$ 400.

Fig. 13. Longitudinal section through three buds of *Funiculina*. In the youngest, A, the dorsal filaments, *d.f.*, are quite rudimentary and the entodermic filaments have not yet appeared. In B the dorsal filaments have attained a considerable length, and a slight accumulation of entoderm-cells at *e.f.* probably marks the beginning of one of the ventral filaments. In C the dorsal filaments are very long and the entodermic filaments, *e.f.*, are distinctly visible. At *v* are vacuoles containing food-particles. $\times$ 130.

Fig. 14. Diagram constructed from a figure by KÖLLIKER, of six polyps from the leaf of *Halisceptrum*, showing the dorsal filaments.

Fig. 15. Semi-diagrammatic figure of a portion of a branch of *Alcyonium palmatum*; *p.* young buds, *P.* older polyps. The long axis of the figures corresponds with that of the branch. The dorsal septa and filaments are diagrammatically represented at *d.f.* $\times$ 3.

Fig. 16. Diagram of a cross-section of a simple eight-rayed polyp to show its relations whith an animal possessing stomodaeum, proctodaeum and a segmented coelom. In the centre is the elongated oesophagus with the form it possesses in *Alcyonium*, showing the dorsal (*d.d.*) and ventral (*v.d.*) divisions. *d.p.* »glandular« portion of filament, *e.p.*, non-glandular portion (cf. Fig. 12). The dotted lines represent the supposed union of the filaments and the splitting of the oesophagus into two distinct tubes.

Digitized by Google

Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien.

Von

Dr. F. Blochmann,

Assistent am zool. Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel 3.

Jedermann, der es einmal versuchte die bei Neapel vorkommenden Aplysien zu bestimmen, wird bald bemerkt haben, welche Verwirrung in der Systematik dieser Gattung herrscht, und wie viele Mühe es kostet, die Angaben der verschiedenen Autoren einigermaßen in Übereinstimmung zu bringen.

Ich versuchte nun für die von mir im Sommer 1882 in Neapel beobachteten drei Arten leicht auffindbare, charakteristische Merkmale festzustellen, um eine sichere Begrenzung der Species und leichtes Bestimmen zu ermöglichen und ich hoffe, dass mir dies gelungen ist.

Während ich mit dem Durchsehen der Litteratur beschäftigt war, erhielt ich durch einen Zufall Kenntnis davon, dass sich Herr Dr. J. Brock in Göttingen mit dem gleichen Thema zu beschäftigen angefangen hatte. Herr Dr. Brock hatte dann die Freundlichkeit, mir seine Beobachtungen zur Benutzung mitzutheilen und mich durch Auszüge einiger mir nicht zugänglicher Werke zu unterstützen. Auch hat der von uns über das in Rede stehende Thema gepflogene Briefwechsel viel zur Klärung der Ansichten beigetragen.

Außer den in der hiesigen Sammlung befindlichen und den von mir selbst in Neapel gesammelten Aplysien konnte ich noch Exemplare von anderen Fundorten vergleichen. So gelangte durch die Güte des Herrn Professor Claus in Wien eine Anzahl Aplysien von Triest in meinen Besitz. Eben so verdanke ich meinem Freunde Dr. M. v. Davidoff und Herrn Schulgin mehrere Exemplare der sog. *Aplysia fasciata* Gmel. und der *A. punctata* Cuv. aus Villafranca.

Digitized by Google

Der historisch-kritische Theil meines Aufsatzes ist ziemlich umfangreich geworden, was nicht Wunder nehmen darf, wenn man bedenkt, dass die in Frage stehenden Thiere schon im Alterthum häufig erwähnt wurden.

Die einschlägige Litteratur wurde der besseren Übersicht wegen am Schluss noch einmal in chronologischer Reihenfolge und mit ausführlicher Angabe der Titel zusammengestellt. Man wird leicht begreifen, dass dies und jenes vielleicht noch fehlen wird, denn es hat bedeutende Schwierigkeiten, eine verhältnismäßig so große Zahl älterer und oft seltener Werke zusammenzubringen. Einigermaßen Wichtiges wird man jedoch nicht vermissen.

Im Folgenden werde ich nun zuerst eine genaue Beschreibung der drei von mir beobachteten Arten geben und dann die einschlägige Litteratur besprechen und die angenommenen Speciesnamen rechtfertigen.

I. Schwimmlappen hinten bis auf den Fuß herab frei. Ein feiner Canal führt in die die Schale einschließende Höhle. Hinter der Geschlechtsöffnung eine traubenförmige Drüse (Fig. 7).

Thier 20—30 cm lang, schwarz mit grauen bis weißen verwaschenen Flecken *Aplysia limacina* L.

II. Schwimmlappen hinten bis zur Durchtrittsstelle des Sipho verwachsen. Ein weites Loch ohne gewulstete Ränder führt in die die Schale einschließende Höhle. Hinter der Geschlechtsöffnung eine Gruppe von einzelligen Drüsen, von denen jede einen besonderen Ausführgang hat (Fig. 8).

a. Thier 10—20 cm lang, hell röthlichbraun bis dunkel schwarzbraun mit weißen Flecken, deren Ränder verwaschen sind. Die obere Seite des Mantelrandes (Kiemendeckels) flimmert nicht. *Aplysia depilans* L.

b. Thier 7—15 cm lang, von der gleichen Färbung, wie die vorhergehende Art, jedoch mit kleinen, runden, weißen Flecken, mit scharfem, meist schwarz eingefassten Rand. Die obere Seite des Kiemendeckels flimmert[1]. *Aplysia punctata* Cuv.

1. *Aplysia limacina* L.

Synonyme.

Leporis marini primum genus,
Rondelet de piscibus marinis p. 520 ff.

[1] Die Cilien sind auf Querschnitten leicht wahrzunehmen. Die drei Arten unterscheiden sich weiter noch durch den verschiedenen histologischen Bau der

Digitized by Google

Gesner de piscibus p. 561 ff.
Aldrovandi de mollibus p. 78.
Lernaea, Linné, die früheren Ausgaben des Systems der Natur.
Tethys limacina, Linné, Syst. nat. ed. X. p. 563.
Laplisia fasciata, Bosc, Hist. nat. d. vers 1. éd. Bd. I. p. 60 und Nouv. Dict. d'hist. nat. t. XVII. p. 315.
Lamarck, Anim. s. vert. I. éd. t. VI. 2. p. 39.
Aplysia fasciata, Poiret, Voyage en Barbarie t. II. p. 2.
Gmelin, Syst. nat. ed. XIII.
Cuvier, Ann. d. Mus. t. II. p. 295 und Règne anim. I. Ausg. t. II. p. 398.
De Roissy, Hist. nat. des Moll. t. V. p. 173.
Brugnière, Tabl. encycl. et méth. t. II. p. 53.
Férussac, Tabl. syst. p. XXX und Drapiez, Dict. class. d'hist. nat. t. I. p. 476.
Delle Chiaje, Animali senza vertebre p. 58. und Giorn. med. Nap. d'Inspruck.
Blainville, Journ. de Phys. t. 96. p. 285 und Dict. d. sc. nat. bei »Lièvre marin«.
Payraudeau, Cat. d. Moll. de Corse p. 96. No. 191.
Sander Rang, Hist. nat. des Apl. p. 54. Abb. Taf. VI und VII.
Cantraine, Malac. médit. p. 70.
Philippi, Enum. moll. Sicil. p. 124 und Faun. moll. Sicil. p. 70.
Aplysia vulgaris, Blainville, an den oben cit. Orten.
Aplysia depilans, Blainville, Man. de Mal. p. 472.
Dolabella lepus, Risso, Hist. nat. de l'Eur. mérid. t. IV. p. 44.
Aplysia camelus, *Aplysia alba* } Cuvier, Ann. du Mus. t. II. p. 295. Die anderen Aut. an d. schon cit. Orten.

Die *Aplysia limacina* L. erreicht im ausgewachsenen Zustand eine Länge von 20—30 cm oder noch darüber. In ruhig sitzender Stellung erscheint sie verhältnismäßig hoch und schmal. Ihre Farbe ist tief schwarz-violett, häufig mit grauen oder auch mit weißlichen Flecken[1]. Die Tentakel sowohl, als auch die Schwimmlappen sind häufig mit einem mehr oder weniger intensiv rothen Streifen gesäumt. Diese von Poiret zuerst aufgefundene, durch den erwähnten rothen Streifen sich auszeichnende Form könnte vielleicht als var. *fasciata* Gmel. bezeichnet werden; specifisch verschieden von der des Streifens entbehrenden Form ist sie jedenfalls nicht. Herr Dr. Brock hat in Neapel eine Anzahl von Individuen beider Varietäten untersucht und konnte keine specifischen Unterschiede finden. Auch ich gelangte durch Unter-

---

Bindesubstanz, wofür ich auf die bezügliche Arbeit von Brock: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX verweisen muss.

[1] Herr Dr. Brock hat ganz junge Exemplare der *A. limacina* beobachtet, die kastanienbraun mit verwaschenen weißen Flecken waren und so leicht bei flüchtiger Untersuchung für eine der folgenden Arten gehalten werden könnten.

Digitized by Google

suchung der aus Villafranca stammenden Exemplare von *A. fasciata* Gmel. zu demselben Resultat.

Tentakel sind zwei Paare vorhanden, von denen die vorderen eigentlich nur flache Ausbreitungen des Integuments zu beiden Seiten des Mundes vorstellen. Vorn an der Basis der hinteren oder eigentlichen Tentakel liegen die verhältnismäßig kleinen Augen.

Die Schwimmlappen (Epipodien) sind bei dieser Form mächtig entwickelt und sind dieselben nirgends verwachsen, sondern bis zum hinteren Theil des Fußes vollständig frei. Der Fuß selbst läuft nach hinten ziemlich spitz aus. Der Mantelrand, oder Kiemendeckel trägt in der Mitte seiner Oberseite eine zu einem kleinen Canal ausgezogene Öffnung, wie zuerst DELLE CHIAJE nachgewiesen hat. An der Unterseite des Mantelrandes münden die massenhaft vorhandenen einzelligen Purpurdrüsen[1] nach außen (Fig. 12).

In der Mantelhöhle eingeschlossen liegt die sehr zarte hornige Schale, die auf ihrer Unterseite mit einer dünnen Kalkschicht überzogen ist und concentrische und radiäre Streifen zeigt. Unter dem Kiemendeckel liegt die Kieme, deren Gestalt aus Fig. 9 ersichtlich ist. Hinten ist der Kiemendeckel zu dem sog. Sipho ausgezogen, in dessen Tiefe der After liegt. Ungefähr unter dem vorderen Ende der Kieme liegt die Geschlechtsöffnung, von der eine flimmernde Samenrinne bis zu der an der rechten Seite des Kopfes gelegenen Öffnung für den Penis hinführt. Hinter der Geschlechtsöffnung mündet eine traubenförmige Drüse nach außen (Fig. 7). Herr Dr. BROCK hat beobachtet, dass diese Drüse einen weißen Saft absondert.

Die Eiweißdrüse dieser Art ist im Leben orangeroth gefärbt.

Die Radula, deren Umriss aus Fig. 4 ersichtlich ist, trägt ungefähr 70—80 Querreihen (Glieder), von denen die mittleren einen Mittelzahn und ungefähr 50 Seitenzähne aufweisen. Die Gestalt der Zähne zeigt Fig. 1.

Die *A. limacina* ist im Golf von Neapel häufig. Sonst wurde sie noch an der West- und Südküste von Frankreich (CUVIER, SANDER RANG), an der sicilischen Küste (PHILIPPI), an der Küste von Corsica

---

[1] Über den feineren Bau derselben vgl. meinen Aufsatz: Über die Drüsen des Mantelrandes bei *Aplysia* und verwandten Formen, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, 1883. Schon SANDER RANG macht p. 41 darauf aufmerksam, dass die verschiedene Färbung des Secrets der Manteldrüsen nicht charakteristisch ist für die Unterscheidung der beiden Abtheilungen, wie DELLE CHIAJE will, sondern, dass auch bei den Arten der zweiten Abtheilung, z. B. *A. punctata* Cuv., Purpursaft vorkommt.

Digitized by Google

(Payrandeau) und von Africa (Poiret) beobachtet. In Triest scheint sie nicht vorzukommen, denn unter einer großen Anzahl von dort gesammelten Aplysien befand sich kein Exemplar derselben. Die Laichzeit dieser Art fällt in die Sommermonate. Der Laich stellt einen langen vielfach aufgewundenen Schleimfaden dar, in welchem die ungefähr 40—50 Eier enthaltenden Cocons eingelagert sind. Der die Cocons zusammenhaltende Schleim ist nicht so zähe wie bei *A. depilans*, so dass beim Zerreißen die Eier leicht herausfallen. Die Eier sind gewöhnlich intensiv dottergelb, seltener braun bis rothbraun gefärbt. Nach ungefähr 18 Tagen schwärmen die Larven aus.

2. *Aplysia depilans* Linné.

Synonyme.

Lernea, Bohadsch, de quibusdam animalibus. Abb. Taf. I Fig. 1 und 2.
Laplysia depilans, Linné, Syst. nat. ed. XI.
(major) Barbut, Genera vermium p. 33.
Lamarck, Anim. s. vert. I. éd. Bd. VI. 2. p. 39.
Bosc, Hist. nat. d. vers. t. I. p. 74 und Nouv. Dict. de l'hist. nat. bei *Laplisie*.
Aplysia depilans, Gmelin, Syst. nat. ed. XIII.
Cuvier, Ann. du Mus. t. II. p. 294 und Règne anim. t. II. p. 398.
[Brugnière] Deshayes, Tabl. encycl. et méth. t. II. p. 52.
Roissy, Hist. nat. des Moll. t. V. p. 170.
Férussac, Tabl. syst. p. XXX und Drapiez, Dict. class. d'hist. nat. t. I.
Blainville, Journ. d. Phys. t. 96. p. 286 und Dict. d. sc. nat. bei »Lièvre marin«.
Payraudeau, Cat. d. Moll. de Corse. p. 96. No. 190.
Sander Rang, Hist. nat. des Aplys. p. 62. Abb. Taf. XVI und XXII.
Cantraine, Malac. méd. p. 69.
Philippi, Enum. moll. Sicil. p. 124 und Fauna moll. Sicil. p. 97.
Aplysia vulgaris, Blainville, Malacologie p. 472 mit Hinweis auf Fig. 8 Taf. IV. in Journ. d. Phys. t. 96.
Aplysia leporina, Delle Chiaje, Animali senza vert. p. 58. Taf. 56 Fig. 1 und 2 und Giorn. med. Nap. d'Inspruck.
Seba, Mus. Bd. III. Taf. 1 Fig. 8 und 9.

Die *Aplysia depilans* L. ist kürzer und gedrungener als die vorige Art. Sie erreicht ungefähr die Länge von 20 cm. Ihre Färbung ist außerordentlich variabel. Bei den meisten Individuen ist die Grundfarbe ein helles Braun, bei anderen erscheint sie wieder mehr graubraun. Verhältnismäßig selten sind ganz dunkle Individuen. Immer vorhanden, mit Ausnahme vielleicht ganz junger Exemplare, sind weiße oder hellgraue Flecken mit verwaschenen, unregelmäßigen Rändern.

Digitized by Google

Tentakel sind zwei Paare vorhanden, ähnlich wie bei der vorhergehenden Art.

Die Schwimmlappen sind vom Hinterende des Fußes an aufwärts bis zu der Stelle, wo der Sipho durchtritt, verwachsen. Das hintere Ende des Fußes ist abgerundet.

Der Kiemendeckel zeigt auf seiner Oberseite ein weites rundes Loch, das von dunkelbraunen radiären Strahlen umgeben ist und in die Schalenhöhle führt. Auf der Unterseite des Mantelrandes münden die reichlich vorhandenen Milchsaftdrüsen nach außen, die den gleichen Bau haben, wie die Purpurdrüsen bei *A. limacina* L. Die in der Mantelhöhle eingeschlossene Schale zeigt denselben Bau, wie bei der vorhergehenden Art, nur erscheint der Kalkbelag der Unterseite meist etwas stärker als bei jener.

Die Kieme ist in Fig. 10 abgebildet.

Der Sipho ist kürzer als bei *A. limacina* L. Geschlechtsöffnung, Samenrinne und Penis verhalten sich eben so wie bei der vorhergehenden Art.

Hinter der Geschlechtsöffnung findet sich statt der traubenförmigen Drüse bei *A. limacina* eine Anzahl länglicher einzelliger Drüsen, jede mit besonderem Ausführgang, Fig. 8, über deren Bedeutung ich nichts Bestimmtes sagen kann. Sie erscheinen immer mit einem hyalinen schleimigen Secret erfüllt. Der Milchsaft kommt hier zweifelsohne aus den Drüsen des Mantelrandes, was schon BOHADSCH beobachtet hat.

Die Radula ist in Fig. 5 im Umriss dargestellt. Sie besitzt ungefähr 70 Glieder, die mittleren mit einem Mittelzahn und circa 40 Seitenzähnen, deren Gestalt aus Fig. 2 hervorgeht.

Die *Aplysia depilans* L. habe ich in Neapel eben so häufig beobachtet, wie *A. limacina* L. Herr Dr. BROCK erhielt im März und April 1881 kein Exemplar von *A. depilans* L. Ferner wurde sie beobachtet an der sicilischen Küste (PHILIPPI), Süd- und Westküste von Frankreich, an der Küste von Corsica (PAYRAUDEAU), bei den von Triest erhaltenen Exemplaren fehlte auch sie.

Ihre Fortpflanzungszeit fällt mit derjenigen von *Aplysia limacina* L. zusammen. Der Laich ist ähnlich gebaut wie bei der letzteren, jedoch enthalten die Cocons nur 10—20 Eier. Diese sind meist weißlich oder ein wenig gelblich, seltener bräunlich. Der die Eischnur umhüllende Schleim ist so zähe, dass es nur schwer gelingt die Eier zu isoliren.

Digitized by Google

3. *Aplysia punctata* Cuv.

Synonyme.

Aplysia punctata, Cuvier, Ann. du Mus. t. II. p. 295. pl. I. fig. 2, 3, 4 und Règne Animal t. II. p. 398.
Roissy, Hist. nat. des Moll. p. 172. No. 4.
Blainville, Journ. d. phys. t. 96. p. 287 und Dict. des sc. nat. bei »Lièvre marin«.
Férussac, Tabl. syst. p. XXX.
Payraudeau, Cat. d. Moll. d. Corse. p. 97. No. 192.
Sander Rang, Hist. nat. d. Aplys. p. 65. Abb. Taf. XVIII.
Cantraine, Malac. méd. p. 70.
Philippi, Enum. moll. Sic. p. 124 und Fauna moll. Sic. p. 97 ff.
Laplysia depilans, Pennant British zool. vol. IV. p. 42.
(minor) Barbut, Genera vermium. p. 32.
Laplysia punctata, Lamarck, Anim. s. vert. t. VI. 2. p. 40.
Aplysia Cuvieri, Delle Chiaje, Anim. senz. vert. p. 58 und Giorn. med. Nap. d'Inspruck.

In der äußeren Gestalt schließt sich *Aplysia punctata* Cuv. nahe an *A. depilans* L. an; nur ist sie immer kleiner als jene. Sie erreicht eine Länge von ungefähr 7—15 cm, die meisten Exemplare jedoch sind noch kleiner. Die Färbung ist noch viel variabler als bei der vorhergehenden Art. Da ich selbst nur verhältnismäßig wenig Exemplare dieser Art beobachtet habe, so lasse ich hier eine Beschreibung folgen, die mir Herr Dr. Brock gütigst zur Verfügung gestellt hat und die sich auf die Untersuchung einiger hundert Exemplare stützt. »Die Grundfarbe des Körpers ist ein helles Rehbraun, welches aber durch alle möglichen Nuancen einerseits bis zum tief Kastanienbraunen, ja Schwärzlichen, andererseits bis zu einem licht ockergelben Tone abändern kann. Neben den rein braunen finden sich häufig Thiere mit einem Stich ins Grüne oder Purpurne in den verschiedensten Intensitäten bis zu rein olivengrünen, oder dunkel weinrothen, selbst dunkel violetten Formen. Durchgängig ist Fuß und Innenseite der Epipodien viel heller gefärbt, als die übrige Körperoberfläche und die aus Flecken bestehende unten näher beschriebene Zeichnung verbreitet sich niemals auf diese Theile; weiter erscheinen heller gefärbt die Tentakel-, Mantel- und Epipodienränder, Theile, welche es eigentlich nicht sind, aber ihrer Durchsichtigkeit wegen scheinen. Endlich bildet die Flimmerrinne, welche von der Geschlechtsöffnung zum Penis zieht, durchweg eine scharfe Grenze zwischen einer oberen dunkleren und einer unteren helleren Nuance der Grundfarbe und es zeigt sich, dass das hellere Territorium die unmittelbare Fortsetzung der heller gefärbten Innenseite des rechten Parapodiums ist.

Digitized by Google

Von der Zeichnung fallen zunächst die hellen Flecken auf. Dieselben sind in dem einen Falle rund, von 0,5—2 mm und mehr Durchmesser, scharf begrenzt und in wechselnden Abständen oft sehr dicht gedrängt, besonders über Hals und Rücken des Thieres zerstreut. Bei anderen Formen finden wir dagegen größere Flecken mit verwaschenen Rändern, welche besonders an den Seiten des Thieres zu Streifen, Wolken und Bändern in einander fließen, oft so sehr, dass bei den extremsten Formen dieser Art die Zeichnung fast ganz verwischt sein kann. Zwischen diesen hellen Flecken können nun zweitens andere zerstreut sein, welche an Größe, Schärfe der Begrenzung und Regelmäßigkeit der Vertheilung ganz mit denselben übereinstimmen, aber umgekehrt dunkler als die Grundfarbe sind. Ist dieser Unterschied beträchtlich, sind z. B. die Flecke schwarzbraun auf hell ockergelbem Grunde und dabei scharf begrenzt, so bilden sie eine ungemein elegante Zeichnung; wo die hellen Flecke zu Wolken und Streifen zusammenfließen, können die dunklen auch in ihnen auftreten.

Das dritte sehr unbeständige Element der Zeichnung besteht in feinsten dunklen Tüpfelchen, welche über die Grundsubstanz verbreitet sind. Bald geschieht das in mehr unregelmäßigerer Weise, bald bilden sie eine (meist nur mit der Lupe deutlich erkennbare) zierliche sechseckige Felderung, bald eine feine parallele Strichelung, bald umziehen sie die hellen Flecke — die schönste Zeichnung, welche aus der Combination der angeführten Elemente wohl gebildet werden kann. Nicht selten verdichtet sich auch diese feine Tüpfelung an Fuß-, Mantel-, Parapodien- und Tentakelrändern so, dass diese Theile mit einer mehr oder minder scharfen schwarzen Linie eingefasst erscheinen. Fügen wir noch hinzu, dass häufig die Mitte sowohl der hellen, wie der dunklen Flecke durch verschieden große opak weiße Punkte — amorphe Kalkconcretionen der Cutis — eingenommen wird, so haben wir Alles in Allem eine Mannigfaltigkeit der Färbung und Zeichnung, die nicht zwei Individuen einander vollkommen gleichen lässt.«

Die Tentakel verhalten sich wie bei der vorhergehenden Art.

Eben so sind die Schwimmlappen, wie bei jener, vom Hinterende des Fußes an aufwärts bis zur Durchtrittsstelle des Sipho vollständig mit einander verwachsen.

Das Hinterende des Fußes ist spitzer als bei der vorigen.

Die Oberseite des Kiemendeckels, welche flimmert[1], trägt, wie bei der vorigen Art, ein weites in die Schalenhöhle führendes Loch.

---

[1] Dieses Merkmal wurde zuerst von Boll angegeben. Boll, Beiträge zur

Digitized by Google

In den Mantelrand eingelagert, auf seiner Unterseite nach außen mündend, finden sich einzellige Drüsen von dem schon bei den vorhergehenden Arten erwähnten Bau, die Purpur führen, außerdem aber, und die eben genannten bei Weitem überwiegend, finden sich einzellige Drüsen, wie sie in Fig. 13 dargestellt sind. Sie erscheinen immer mit einem körnigen Secret erfüllt und werden wohl Schleim absondern.

Die Schale zeigt dieselben Verhältnisse, wie bei den anderen Arten. Der Kalkbelag ist eben so wie bei *A. depilans* stärker als bei den an *A. limacina* sich anschließenden Formen.

Die Gestalt der Kieme zeigt Fig. 11, manchmal jedoch fand ich, ähnlich wie bei *A. limacina*, den vorderen Rand ziemlich scharf gebogen.

Von dem Sipho ist nichts Besonderes zu sagen. Eben so verhalten sich Geschlechtsöffnung, Samenrinne und Penis wie bei den anderen Arten. Hinter der Geschlechtsöffnung findet sich, wie bei *A. depilans*, eine Gruppe einzelliger Drüsen, von denen jede für sich nach außen mündet.

Den Umriss der Radula zeigt Fig. 6. Sie besitzt ungefähr 20 Glieder, jedes mit einem Mittelzahn und ziemlich constant 13 Seitenzähnen. In Fig. 3 ist ein Theil eines mittleren Gliedes dargestellt.

Nach den Beobachtungen von Herrn Dr. Brock ist die Eiweißdrüse bei dieser Art grünlichgrau, spangrün bis blaugrün.

Während meines Aufenthaltes in Neapel kamen mir nur ganz wenige Exemplare der *A. punctata* zu Gesicht, was einen besonderen Grund haben muss, da Herr Dr. Brock dieselben im März und April außerordentlich häufig erhielt. Sonst ist sie an der sicilischen Küste (Philippi), der Süd-Küste von Frankreich (Sander Rang), Küste von Corsica (Payraudeau), an der englischen Küste (Barbut, Pennant), an der norwegischen Küste (Sars), Cartagena (Ehlers) (Exempl. in d. Götting. Sammlung) beobachtet worden. Von Triest erhielt ich, wie schon erwähnt, selbst eine größere Anzahl.

Über Fortpflanzungszeit und Laich der *A. punctata* stehen mir keine eigenen Beobachtungen zu Gebot, dagegen hat Herr Dr. Brock angegeben, dass die Farbe des Laichs bräunlichroth bis rosenroth sei.

Nachdem ich nun im Vorstehenden eine möglichst genaue Beschreibung der von Herrn Dr. Brock und mir in Neapel beobachteten drei *Aplysia*-Arten gegeben habe, wobei natürlich nicht ausgeschlossen

vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. Supplement.

Digitized by Google

ist, dass vielleicht noch die eine oder andere seltenere Art vorkommt. bleibt es noch übrig, zu untersuchen, mit welchem Recht die früher als *A. fasciata*, *Camelus* und *alba* bezeichneten Arten in eine zusammengefasst und mit *A. limacina* L. bezeichnet worden und welchen Werth die von Delle Chiaje aus dem Golf von Neapel beschriebenen weiteren Arten haben.

Die Systematik der Gattung *Aplysia* ist außerordentlich verwirrt, was verschiedene Gründe hat. Erstens nämlich reichen die Nachrichten über diese Schnecken bis ins Alterthum zurück und alle Schriftsteller des Alterthums, die von ihnen berichten, sprechen immer nur von ihren höchst verderblichen Eigenschaften, ohne nur eine einigermaßen genügende Beschreibung des Thieres zu geben. So war es für die Schriftsteller der neueren Zeit, von Rondelet an, nicht leicht, das Thier wieder zu erkennen, so dass von verschiedenen Autoren ganz verschiedene Thiere für den *Lepus marinus* der Alten erklärt wurden. Zweitens kommt dann in Betracht, dass die Aplysien eben überhaupt nicht allzuleicht zu unterscheiden sind, so dass sogar die neuesten Schriftsteller noch in Irrthümer verfielen, weil sie ihre Arten auf veränderliche Merkmale, Verschiedenheit der Färbung, Gestalt der Schale etc. gründeten, in letzter Linie endlich haben einige Autoren durch ganz überflüssige Neubenennung schon bekannter Arten, oder durch eine nicht zu entschuldigende Unachtsamkeit, die Verwirrung vermehrt. Dafür sind Delle Chiaje und insbesondere Blainville zu nennen.

Für das Interesse, welches man im Alterthum an dem Seehasen hatte, war der Hauptgrund der, dass derselbe einerseits als äußerst giftig gefürchtet, andrerseits aber auch in manchen Fällen wieder als Heilmittel benutzt wurde.

Die Schriftsteller, die sich mit ihm beschäftigten, vorwiegend Ärzte, kümmern sich darum meist wenig um sein Aussehen, sondern behandeln mehr seine Eigenschaften, die Wirkung seines Giftes, die Symptome der Vergiftung, die Heilmittel gegen dasselbe, dann auch seine Verwendung als Toilettemittel zur Entfernung der Haare etc.

Dadurch entstanden natürlich für die späteren Schriftsteller Schwierigkeiten, als es sich darum handelte den *Lepus marinus* der Alten wieder zu erkennen. Die meisten neueren Schriftsteller, so Delle Chiaje und Sander Rang haben auf die Angaben des Plinius das meiste Gewicht gelegt und in Folge davon die *A. depilans* L. für den wahren *Lepus marinus* der Alten erklärt. Plinius sagt nämlich von ihm lib. IX p. 155: »in nostro (sc. mari) offa informis colore tantum lepori similis.....«. Dazu kommt noch, dass überall der sehr unangenehme

Digitized by Google

Geruch des Thieres erwähnt wird, der ja gerade der *A. depilans* in hohem Maße zukommt.

Es ist also wohl im Allgemeinen nichts dagegen einzuwenden, wenn man diese Art für den classischen Seehasen erklärt.

Dabei sind aber andere Notizen unberücksichtigt geblieben. So finden wir, dass ARCHIGENES das Blut des Seehasen erwähnt (GALENUS de comp. medic. sec. loc. lib. V. cap. 2): »aut lanae tomentum sanguine marini leporis tinctum inde (sc. ad aegylopas)«. Auch andere Schriftsteller sprechen von dem Blute des Seehasen, z. B. PLINIUS: »Sanguis eius et fel in oleo necati contra carbunculos valet.«

Ferner macht dann RONDELET zwar keine directen Angaben über die Farbe der von ihm beobachteten Aplysien, er bespricht nur Eingangs das Wort ἐπίπερκνος, mit welchem die Alten die Farbe des Hasen bezeichneten und sagt davon: »quod sit perinae, ea est olivae non acerbae nec omnino nigrescentis species«. Nach STEPHANUS jedoch kann ἐπίπερκνος Folgendes bedeuten: nigricans, subniger, nigris maculis aliquantulum distinctum, was ja allerdings auf die Farbe der *A. limacina*, aber nicht recht auf die des Hasen passt. Auch ein Scholiast des NICANDER sagt, ich weiß nicht worauf sich stützend, von dem Seehasen: »superficie niger est« (GESNER p. 567. 5).

Wenn man nun die in erster Reihe genannten Angaben wohl mit Recht auf *A. depilans* bezieht, so wird man wohl mit demselben Recht die zuletzt angeführten Stellen auf *A. limacina* beziehen dürfen. Denn unter dem Blute des Seehasen kann doch wohl kaum etwas Anderes verstanden sein, als der gerade von *A. limacina* besonders reichlich abgesonderte Purpur. An *A. depilans* kann man dabei gar nicht denken, denn bei dieser finden sich die Drüsen des Mantelrandes immer nur mit Milchsaft erfüllt. Ich habe diese Thiere darum auch nie Purpur absondern sehen.

Nach dem Gesagten dürfen wir also ruhig annehmen, dass die Alten eben die beiden größeren Arten der mediterranen Aplysien gekannt und mit *Lepus marinus* bezeichnet haben. Für diese Ansicht lässt sich vielleicht noch weiter anführen, dass die Schriftsteller des Alterthums öfter von männlichen und weiblichen Seehasen sprechen. Es wurde also wahrscheinlich die eine Art für das Männchen, die andere für das Weibchen gehalten.

Was aus dem Alterthum sonst noch über den Seehasen überliefert wird, will nicht viel heißen. AELIANUS vergleicht ihn passend mit einer nackten Schnecke: εἴη δ' ἂν κατὰ τὸν κοχλίαν τὸν γυμνὸν τὸ εἶδος (de nat. anim. lib. II. cap. XLV). DIOSCORIDES vergleicht ihn

Digitized by Google

seiner Consistenz nach mit einer *Loligo* (de med. mat. lib. II. cap. XX). APULEJUS hat sich schon mit der Anatomie des Thieres beschäftigt, was daraus hervorgeht, dass er die Hornzähne aus dem Kaumagen der Aplysien erwähnt: »cum sit caetera exossis duodecim numero ossa ad similitudinem talorum suillorum in ventre ejus connexa atque concatenata sunt« (Apol. cap. XXXX).

Von den Schriftstellern der sog. encyclopädischen Periode ist es BELON, der um die Mitte des sechzehnten Jahrhunderts zuerst wieder den Seehasen erwähnt. Er versteht darunter jedoch ein ganz anderes Thier, nämlich *Cassiopeia borbonica*, von der er eine verhältnismäßig recht gute Beschreibung giebt. ALDROVANDUS p. 80 meint irrthümlicherweise, dass der von BELON beschriebene Seehase identisch sei mit der dritten Art des RONDELET, welche offenbar eine *Tethys* ist.

Der Erste, der sich eingehender mit dem eigentlichen Seehasen beschäftigt und die erste Abbildung des Thieres giebt, ist RONDELET. Seine Abbildungen und Angaben finden sich fast unverändert, nur durch allerhand Citate vermehrt, in den Schriften von GESNER und ALDROVANDI wieder, so dass wir die Angaben dieser drei Autoren hier zusammen besprechen können.

RONDELET spricht von drei Arten des Seehasen und giebt dafür auch Abbildungen, von denen uns jedoch nur die erste interessirt, denn die dritte stellt eine *Thetys* dar und was die zweite bedeuten soll, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, meiner Ansicht nach ist sie weiter nichts, als eine *Aplysia* in sehr defectem Zustand.

Von Wichtigkeit dagegen ist die erste Figur. Dieselbe ist bei RONDELET verkehrt auf den Holzstock geschnitten, so dass die Samenrinne und der Penis auf der linken Seite erscheinen. Wohl durch denselben Fehler hat das Thier in der von GESNER gegebenen aus RONDELET copirten Figur eine richtige Stellung erlangt, während die Figur des ALDROVANDI eine richtige Copie der RONDELET'schen Figur ist, also die Samenrinne ebenfalls links zeigt.

Welche der im Mittelmeer vorkommenden *Aplysia*-Arten lag nun dieser Figur zu Grunde? Sicherlich die *Aplysia limacina*. Dafür spricht das spitze Ende des Fußes, dann die Darstellung der Schwimmlappen, die bis zum Fuße frei sind und vor allen Dingen das Fehlen des in die Schalenhöhle führenden Loches. Dieses bei *Apl. depilans* und *punctata* recht ansehnliche Loch hätte RONDELET sicher nicht übersehen, da er ja, wie aus seiner Beschreibung ersichtlich ist, die Schale herauspräparirt hat.

Offenbar aus denselben Gründen glaubte auch SANDER RANG in

Digitized by Google

der RONDELET'schen Abbildung seine *A. fasciata* Gmel. zu erkennen, cf. p. 54. Synonyme.

Die Beschreibung, die RONDELET von der ersten Art des Seehasen giebt, ist ziemlich mangelhaft, enthält aber doch einiges Charakteristische. Er vergleicht ihn, wie AELIANUS, mit einer aus der Schale genommenen Schnecke, erwähnt die Schwimmlappen, die Tentakel und die Schale. Von dem Kopf sagt er: »altera tantum capitis parte zygaenae caput imitatur, altera parte foramen est, per quod carnosam quandam substantiam exerit«. BOHADSCH hat gegen die erste Hälfte dieses Satzes einiges Bedenken geäußert (l. c. p. 46), aber ohne Grund, denn was RONDELET gemeint hat, ergiebt die Betrachtung seiner Figur sofort: Der linke (in seiner Figur scheinbar der rechte) Lippen-Tentakel ist so ausgestreckt, dass er ungefähr dieselbe Gestalt hat wie der Kopf des Hammerfisches (*Zygaena*), während der anderseitige Tentakel eingezogen und etwas nach vorn abwärts gebogen dargestellt ist. Auch die Bezeichnung der Schale »volutae instar contortum« hält BOHADSCH für unrichtig, thatsächlich ist aber doch eine leichte Windung vorhanden.

Was dann RONDELET weiter sagt: »atramento et reliquis partibus internis loliginem refert« ist allerdings etwas unverständlich. Sollte man atramentum vielleicht auf die Absonderung des Purpursaftes beziehen dürfen?

Bei einem zweiten Exemplar, welches RONDELET untersuchte, und das er für das Männchen erklärt, fehlte die Schale, offenbar durch irgend einen Zufall und nicht wie BOHADSCH will, weil sie alle Jahre abgeworfen wird und sich wieder aus den mit einem weißen (»kalkhaltigen«) Safte erfüllten Drüsen des Mantelrandes regenerirt.

Die Stelle bei RONDELET »os in dorso nullum erat« hat den ALDROVANDI zu einem bedeutenden Schnitzer verleitet. Er führt nämlich die betreffende Stelle in indirecter Rede an und sagt (p. 84 *F*): »Cum ad Rondeletium alius esset delatus lepus marinus, qui lingula carnosa careret et ore in dorso etc.« Er hat also einfach os, ossis und os, oris verwechselt.

GESNER hat nur die drei von RONDELET gegebenen Figuren copirt, ALDROVANDI dagegen bildet noch drei andere Arten des Seehasen ab und beschreibt dieselben. Was die beiden letzten auf p. 83 abgebildeten sein sollen, wird sich wohl kaum eruiren lassen, dagegen stellen die beiden auf p. 82 sich findenden Abbildungen eine *Doris* ziemlich gut dar. Dieses Thier erklärt ALDROVANDI fälschlicherweise für den *Lepus marinus* der Alten. Die erste dieser beiden Figuren hat

Digitized by Google

auch JONSTONUS Taf. I Fig. 6 copirt und erklärt sie ebenfalls für den Seehasen der Alten. Sein Text ist nur ein sehr ungenügender Auszug seiner Vorgänger.

Während in den Abhandlungen, welche die zuletzt erwähnten Schriftsteller über den Seehasen geschrieben haben, ähnlich wie in den Schriften der Alten die Beschreibung des Thieres stark zurücktritt gegen die Besprechung seiner giftigen Eigenschaften und seine Verwendung in der Heilkunde, giebt die jetzt zu besprechende Arbeit von BOHADSCH nicht nur sehr gute Abbildungen nebst genauer Beschreibung unseres Thieres, sondern sie behandelt auch die Anatomie desselben recht genau bis auf die Deutung der einzelnen Theile des Geschlechtsapparates, welche vollkommen verkehrt ausgefallen ist. Trotzdem ist BOHADSCH aber auch in den Fehler seiner Vorgänger verfallen, indem auch er *Aplysia limacina* und *depilans* nicht für specifisch verschiedene Thiere erkannte, sondern Exemplare beider Arten ohne Unterschied zu seinen Untersuchungen benutzte. Diese Behauptung wird schon zur Genüge bewiesen durch die Betrachtung seiner Taf. I und II. Auf Taf. I giebt er zwei im Ganzen ausgezeichnete Abbildungen der *A. depilans*, an welchen auch die für diese Art charakteristischen Eigenthümlichkeiten recht gut hervortreten, so das abgerundete Hinterende des Fußes, die Verwachsung der Schwimmlappen, das Loch in der Oberseite des Mantels; auch das gedrungene Aussehen des Thieres ist recht gut dargestellt. Die Darstellung des Sipho könnte etwas besser sein. Mit derselben unverkennbaren Deutlichkeit bildet er dagegen in Fig. 1 Taf. II eine *A. limacina* ab. Dafür sprechen die nicht verwachsenen Schwimmlappen und besonders die sammt ihrer Ausmündung gut dargestellte traubenförmige Drüse, die hinter der Geschlechtsöffnung liegt.

Auch durch den Text wird unsere Behauptung zur Genüge erwiesen. Während er sich bei seiner Beschreibung vorwiegend an *A. depilans* hält, sagt er p. 3: »Pauci, qui etiam maiores sunt, purpureo colore nitent, atque ex his, dum contrectantur, liquor ex universo corpore eodem colore tinctus emanat, ex aliis vero albidus mucus fluit.«

Die traubenförmige hinter der Geschlechtsöffnung gelegene Drüse, die er Glandula reniformis nennt, bildet er Taf. IV Fig. 15 isolirt ab und beschreibt sie p. 34 § XIX. Bei der *A. depilans* hat er auch die Milchsaftdrüsen in dem Mantelrand beobachtet, p. 5, glaubt aber, wie schon erwähnt, dass sie zur Absonderung der jährlich sich erneuernden Schale dienen, p. 40.

Digitized by Google

Bohadsch erklärt die *A. depilans* für den *Lepus marinus* der Alten. Zu erwähnen wäre hier noch, dass sich in Seba, Museum T. III. Taf. I Fig. 8 und 9 zwei Darstellungen von *A. depilans* L. finden.

Wir kommen jetzt zu einem sehr wichtigen Abschnitt in der Geschichte der Aplysien, weil von da ab die jetzt noch geltenden Namen datiren. Diese Namen, wie so viele andere, hat Linné gegeben. Ich erwähne seine Angaben erst an dieser Stelle, obwohl die 10 ersten Ausgaben seines Systems der Natur schon vor der Arbeit Bohadsch's erschienen waren, um mich bei Besprechung derselben in gleicher Weise auf die älteren Arbeiten sowohl als auf die von Bohadsch beziehen zu können. In den älteren Ausgaben des Systems der Natur (bis zur 9. incl.) hat Linné unser Thier *Lernaea* genannt, welchen Namen auch Bohadsch gewählt und beibehalten hat, trotzdem er die 10. Ausgabe noch erhielt, bevor seine Arbeit im Druck war (cf. Bohadsch p. 52). In dieser 10. Ausgabe hat Linné das vorher *Lernaea* genannte Thier in *Tethys limacina* L. umgetauft. Nachdem dann Bohadsch's Arbeit erschienen war, änderte Linné den Namen des Thieres wieder, nämlich in *Laplysia*[1] *depilans*. Diese Änderung voraussehend hatte Bohadsch am Schlusse seiner Abhandlung eine ziemlich bissige Bemerkung gemacht: »Consultius esse censui assumptum nomen (nämlich *Lernaea*) relinquere et Carolo Linnaeo amatam occasionem concedere, ut in undecima editione alio rursum nomine hocce animal insigniret.«

Wir müssen nun zunächst untersuchen, ob Linné diese wiederholten Änderungen consequent vorgenommen hat.

Die *Lernaea* der früheren Ausgaben war die erste von Rondelet beschriebene Art des Seehasen; in der 10. Ausgabe hat er diese erste Art des Seehasen in *Tethys limacina* umgetauft, noch ohne von Bohadsch's Arbeit etwas zu wissen. Die in der 11. Ausgabe vorgenommene Änderung des Namens in *A. depilans* gründet sich auf die Beschreibung und die beiden Figuren auf Taf. I von Bohadsch. Also hat Linné hier die beiden vorher schon verwechselten Arten wieder durch einander geworfen, indem er den Seehasen des Rondelet (die erste Art) für identisch hält mit der von Bohadsch hauptsächlich berücksichtigten und abgebildeten Form. Dies ist aber, wie wir oben sahen, nicht richtig, sondern wir müssen diese beiden Arten scharf aus einander halten und ich schlage daher vor, für die erstere Form den ihr von Linné zuerst gegebenen Speciesnamen *limacina*[2] beizubehalten und die

[1] Gmelin hat dann in der 13. Ausgabe den jetzt noch geltenden Namen *Aplysia* eingeführt.

[2] Ich weiß wohl, dass Blainville schon eine *A. limacina* beschrieben hat,

Digitized by Google

zweite mit dem ebenfalls von LINNÉ aufgestellten Namen *depilans* zu nennen.

In der 13. von GMELIN besorgten Ausgabe des Systems der Natur ist auch die von POIRET entdeckte *A. fasciata* aufgenommen. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass dies keine selbständige Art ist, sondern höchstens als Varietät der *A. limacina* L. zu betrachten sein dürfte.

In seiner British zoology führt PENNANT die *A. depilans* L. auf und bildet sie ab Taf. 21 Fig. 21. Er hat sich dabei aber sicher geirrt, indem er *A. punctata* Cuv. vor Augen hatte, wofür schon die Größe des abgebildeten Thieres spricht, ferner das Vorkommen desselben an den englischen Küsten; denn *A. depilans* L. kommt meines Wissens überhaupt nicht im Norden vor. Ähnlich verhält es sich mit den Angaben von BARBUT. Seine *Laplysia depilans minor* L. ist *A. punctata* Cuv. Er beschreibt sogar ihre Zeichnung ganz richtig: »its body approaches to an oval figur and is soft, punctated«. Als Fundort giebt er auch die englische Küste an. Seine zweite Art *Laplysia major* ist die wirkliche *A. depilans*. Er hat das Thier offenbar nicht selbst gesehen, denn wie er die Figur von BOHADSCH copirt, so schließt sich auch seine Beschreibung genau an das von BOHADSCH Gesagte an.

BOSC erwähnt in seiner Hist. nat. des vers nach LINNÉ die beiden Arten *A. depilans* und *fasciata*.

Die Entdeckung der dritten uns interessirenden Art der *A. punctata* Cuv. verdanken wir CUVIER, welcher 1803 seine glänzenden Untersuchungen über die Anatomie der Aplysien veröffentlichte. Er hat lebend nur diese Art und die *A. fasciata* Gmel. beobachtet. Die anderen von ihm aufgestellten Arten, nämlich *A. Camelus* und *alba* sind nicht haltbar, denn sie sind jedenfalls nichts weiter als durch lange Aufbewahrung in schlechtem Alkohol unkenntlich gewordene Exemplare von *A. limacina* L. Diese Ansicht vertritt auch schon DELLE CHIAJE: »*l'Aplisia Camello* poi offre il collo un poco più lungo della *fasciata*; tutti due conservate nello spirito di vino non discernonsi più«. CUVIER selbst hat im Règne animal und später im Règne animal illustré die beiden Arten *A. camelus* und *alba* aufgegeben und führt nur noch die drei auch von uns angenommenen Arten an, indem er sich ausdrücklich auf die Schwierigkeiten, welche die Systematik der Aplysien

---

die jedoch der von SANDER RANG aufgestellten Untergattung *Aclesia* angehört, die jetzt zu einer selbständigen Gattung erhoben ist, welche den Aplysien gegenüber durch den Mangel einer Schale wohl charakterisirt ist, so dass man keine Verwechselung zu befürchten hat.

Digitized by Google

bietet, beruft: »les espèces d'Aplysies ne se distinguant que par la taille et les couleurs, sont difficiles à déterminer avec certitude«.

Der der Zeit nach zunächst auf CUVIER folgende Autor, der sich eingehender mit den Aplysien beschäftigte, ist BLAINVILLE (Monogr. du genre *Aplysie* 1823, Artikel, Lièvre marin in Dict. d. sc. nat. 1823 und Manuel de malac. 1825). Derselbe hat, wohl einfach aus Unachtsamkeit, eine bedeutende Verwirrung in der Namengebung bei den Aplysien angerichtet, was auch SANDER RANG schon hinreichend tadelt (Hist. nat. p. 10—12). BLAINVILLE theilt die Aplysien in die beiden bekannten seit ihm allgemein angenommenen Abtheilungen. In den beiden zuerst erwähnten Schriften führt er von den uns interessirenden Formen in übereinstimmender Weise folgende auf: I. Abtheilung: *A. vulgaris* Bv., *A. fasciata* Gmel. II. Abtheilung: *A. depilans* L., *A. punctata* Cuv. Seine *A. vulgaris* (cf. Monogr. Fig. 1) hält er für identisch mit *A. camelus* Cuv. und mit dem zweiten von RONDELET beschriebenen Seehasen (!). Beide Arten fallen mit *A. limacina* L. zusammen. In der zweiten Abtheilung erklärt er *A. depilans* L. für identisch mit der ersten Art des Seehasen bei RONDELET, was nach den oben aus einander gesetzten Gründen nicht richtig ist. Die Figuren, die er seiner Monographie beigiebt, lassen sehr viel zu wünschen übrig, selbst wenn man von offenbaren Ungenauigkeiten absieht. So fehlt z. B. bei *A. depilans* des Mittelmeers Fig. 8 das Loch im Mantel, was übrigens schon SANDER RANG bemerkt, dagegen hat er es in Fig. 6, welche die *A. depilans* aus dem Ocean darstellt, richtig abgebildet.

In seinem Handbuch der Malacologie hat er zu den beiden schon erwähnten Gruppen noch zwei weitere hinzugefügt, die uns jedoch hier nicht weiter interessiren.

In der ersten Abtheilung, die derjenigen seiner Monographie entspricht, führt er dagegen jetzt *A. depilans* L. an, citirt aber dabei seine in der Monographie für *A. vulgaris* Bv. = *limacina* L. gegebene Figur und giebt Taf. XLIII Fig. 4 eine neue Abbildung, welche übrigens nichts weiter als eine verkleinerte und umgekehrt gedruckte Copie seiner Fig. 1 der Monographie ist und die Jeder sofort für *A. limacina* L., nicht aber *depilans* L. erkennt. In der zweiten Abtheilung dagegen nennt er jetzt die in der Monographie als *A. depilans* L. angeführte Form *A. vulgaris* Bv. und citirt dabei die Figur der *A. depilans* (Fig. 8). Damit ist also die Confusion in der besten Form fertig!

Der richtigen Erkenntnis viel näher ist DELLE CHIAJE gekommen, der sich gerade mit den Aplysien des Golfes von Neapel eingehend beschäftigte.

Digitized by Google

Er nimmt wieder die beiden schon erwähnten Abtheilungen[1] an, zu deren Unterscheidung er noch ein neues Merkmal angiebt, nämlich bei der ersten (*A. limacina* etc.) das Vorhandensein eines sog. Mantelcanals, bei der zweiten (*A. depilans* etc.) eines weiten in die Mantelhöhle führenden Loches.

In der ersten Abtheilung führt er an: *A. fasciata* Gmel., *neapolitana* D. Ch. Er erklärt sich für die Identität von *A. camelus* und *alba* Cuv. mit *A. fasciata* Gmel., d. h. also *limacina* L. Außer der schon oben erwähnten Stelle wäre dafür noch anzuführen: »Queste (die von Bohadsch erwähnten schwarzen Formen) sono l'*aplysia fasciata* di Poiret e l'*a. Camello* di Cuvier che ne è la medesima specie e forse anche l'*a. Lessoniana* di Rang.« Was die von ihm für neu beschriebene *A. neapolitana* anlangt, so glaube ich, dass Philippi ganz Recht hat, der sie für ein in der Färbung etwas abweichendes Exemplar von *A. fasciata* Gmel. hält.

In der zweiten Abtheilung nennt er: *A. leporina* D. Ch., *Cuvieri* D. Ch. und *Poli* D. Ch. Die beiden ersten sind vollständig identisch mit *A. depilans* L. und *punctata* Cuv. Delle Chiaje hat die alten Namen ohne triftigen Grund durch die neuen ersetzt. Er glaubte zu dieser Änderung berechtigt zu sein, weil der Saft der *A. depilans* L. keine enthaarende Wirkung zeige und weil sie die Farbe des Hasen besitze; er erklärt dieselbe wie Bohadsch für den *Lepus marinus* der Alten. Der Grund für die zweite Änderung ist noch sonderbarer, er sagt: »Anzi l'*a. punctata* facilmente confondesi colla leprina, essendo amendue di colore fosco macchiato di bianco: quindi ad evitare ogni confusione la chiamai *a. Cuveriana* in onore del suo scovritore.« Als ob durch die Änderung des Namens die Möglichkeit beide Arten zu verwechseln geringer geworden wäre!

Dass die von ihm beschriebene und abgebildete *A. Poli* D. Ch. keine neue Art ist, glaube ich mit Philippi ziemlich sicher annehmen zu können; ich halte sie einfach für eine verdorbene *A. depilans* L.

Risso führt in seiner Hist. nat. de l'Eur. mérid. unter *Aplysia* nur *A. punctata* Cuv. an. Was er dann *Dolabella lepus* Riss. nennt, halte ich für *A. depilans*, nicht wie Sander Rang für *A. limacina*, denn Risso vergleicht sie mit dem zweiten Seehasen des Rondelet und giebt an, dass der Fuß hinten abgerundet sei. Die Abbildung, die er Taf. IV

[1] Nicht ganz richtig ist, dass er angiebt, die Aplysien der zweiten Abtheilung sonderten nur Milchsaft ab, dies gilt nur für *A. depilans*. Die andere *A. punctata* Cuv. dagegen führt, wie schon erwähnt, Purpurdrüsen im Mantelrand.

Digitized by Google

Fig. 1 giebt, ist so schlecht, dass sie keine Entscheidung zulässt. Ein gewisses Interesse besitzt sie nur desswegen, weil der Zeichner seiner Phantasie viel Spielraum gelassen hat. Die beiden hinteren Tentakel nämlich sehen genau aus wie die Ohren eines Kaninchens und die Schattirung des Kopfes ist so behandelt, dass die Hasenähnlichkeit recht deutlich hervortritt. Alle übrigen Risso'schen Arten werden wohl unidentificirbar bleiben, ich halte sie für Farbenvarietäten der *punctata*.

Bruguières hat im ersten Band von Vers, coquilles etc. Taf. 83 und 84 die Figuren von Taf. I und II von Bohadsch copirt. In dem von Deshayes bearbeiteten Text des 1830 erschienenen zweiten Bandes finden wir *A. camelus* Cuv., *fasciata* Gmel., *depilans* L., *punctata* Cuv., aufgeführt, wozu nichts weiter zu bemerken ist.

Die bei Weitem umfassendste Bearbeitung der Systematik der Gattung *Aplysia*, zugleich mit zum größten Theil vorzüglichen Abbildungen ausgestattet, hat Sander Rang geliefert. Er hat nicht nur die Mittelmeerarten untersucht, wie es die bisher erwähnten Autoren fast ausschließlich thaten, sondern hat auch eine ganze Anzahl ausländischer Arten in den Kreis seiner Untersuchung gezogen, wozu ihm seine eigenen Reisen sowohl, als die Sammlungen in Paris ein reiches Material lieferten. Er giebt ausführliche und genaue Beschreibungen der Arten, nur legt er bei der Unterscheidung derselben meiner Meinung nach ein allzugroßes Gewicht auf die Gestalt der Schale. Diese ist jedoch bei den einzelnen Arten nicht in dem Maße verschieden, dass sie einen bedeutenden Werth zur Unterscheidung derselben beanspruchen könnte. Von dieser Behauptung kann man sich leicht überzeugen, wenn man sich die Mühe nimmt, die Abbildungen zu vergleichen, die verschiedene Autoren für die Schalen von Thieren derselben Art geben.

Er hat gegen Delle Chiaje für die beiden Arten *A. depilans* L. und *punctata* Cuv. wieder die ursprünglichen Namen eingeführt. Darüber, dass er *A. camelus* Cuv. und *alba* Cuv. noch als besondere Arten betrachtet, brauche ich zu dem oben schon Gesagten nichts Weiteres hinzuzufügen. Es ist dies wohl nur dem Bestreben entsprungen, eine möglichst große Anzahl von Arten aufführen zu können. Zu erwähnen wäre nur noch, dass er die *A. fasciata* Gmel. für den ersten Seehasen des Rondelet hält, *A. depilans* L. dagegen für denjenigen des Alterthums erklärt.

Außer den eigentlichen Aplysien hat er seiner Monographie noch die jetzt davon getrennten Genera *Dolabella*, *Dolabrifera*, *Notarchus*, *Aclesia*, *Bursatella* und *Actaeon* als Subgenera einverleibt.

Cantraine behandelt die Mittelmeeraplysien in seiner Malacologie

Digitized by Google

méditerranéenne. Zuerst ist der Irrthum zu berichtigen, dass er glaubt, Purpur- und Milchsaft trete aus dem zur Schalenhöhle führenden Loche aus. Er führt dann die schon von den früheren Autoren erwähnten Arten auf, denen er zwei neue *A. Dumortieri* Cantr. und *A. depressa* Cantr. hinzufügt. Die letztere scheint überhaupt keine *Aplysia*, sondern eine *Dolobella* zu sein, cf. seine Fig. 1 Taf. III. Was die *A. Dumortieri* anlangt, so hält Herr Dr. Brock dieselbe für eine Varietät der *A. punctata* Cuv., denn er glaubt, dass die bläuliche Färbung der Ränder daher rührt, dass dieselben bei jungen heller pigmentirten Thieren ziemlich durchscheinend sind.

Philippi führt die verschiedenen Mittelmeeraplysien in seiner Enumeratio zuerst auf und behandelt sie dann ausführlicher in der Fauna. Er hat mit richtigem Blick erkannt, dass die von Delle Chiaje aufgestellten Arten *A. Poliana* und *Neapolitana* identisch sind mit *A. depilans* L. bezw. *fasciata* Gmel. Eine neue Art, die er aufführt, *A. lepus*, wird man wohl für eine *A. fasciata* halten dürfen.

Die neueste Monographie der Aplysien im XVII. Bande der Conchologia iconica von Reeve ist vollständig unbrauchbar, da sich dieselbe zur Unterscheidung der Arten lediglich der von der Schale hergenommenen Merkmale bedient, auf deren Unbeständigkeit ich schon Eingangs aufmerksam gemacht habe. Es werden demnach auch 47 Arten angeführt!

In der neueren Zeit haben die Aplysien keine eingehendere Behandlung mehr erfahren und die umfassenderen Werke über Conchyliologie beschränken sich durchweg darauf, die älteren Angaben ohne weitere Kritik zu wiederholen.

Ich hoffe nun, dass es mir gelungen sein möge, die bisher in der Systematik der Mittelmeeraplysien herrschende Verwirrung einigermaßen zu klären und denen, die später sich damit beschäftigen werden, durch möglichst vollständige Angabe der Litteratur die Arbeit erleichtert zu haben.

Heidelberg, im Juli 1883.

Digitized by Google

Literaturverzeichnis.

Die wichtigeren Werke sind mit einem *, die mir unzugänglichen mit einem † bezeichnet.

1. Nicander, Theriaca et Alexipharmaca ed. Schneider, Leipzig 1856.
2. Discorides, De medica materia lib. II. cap. XX.
   Alexipharmaca cap. XXX.
   Parabilium lib. I. cap. CIII; lib. II. cap. CLVI.
   ex nov. interpr. Jani – Antonii Saraceni Lugduni 1598.
3. Scribonii Largi, de compositionibus medicamentorum liber ed. J. Ruellius cap. CIXXXVI.
4.* Plinius, Historia naturalis lib. IX. 155. XXXII. 8. und 135 u. a. a. O. ed. L. Janus, Lipsiae 1870.
5. Aelianus, de natura animalium lib. II. cap. XLV. lib. XVI. cap. XIX. ed. Hercher.
6.* Apulejus, Apologia sive de magia liber ed. Krüger, Berlin 1864. cap. XXXX.
7.* Galenus, de compositione medicamentorum localium lib. IV. Venetiis apud Funtas 1625.
8. Paulus Aegineta, opus de re medica lib. V. cap. XXXV. ed. Andernacus. Coloniae 1534.
9. Avicenna, liber canonis in medicina ed. Rinius Venetiis 1562. An mehreren Stellen (cf. d. Register).
10.*† Bellonius, de aequatilibus libri duo. Paris 1553. Der betr. Abschnitt bei Gesner p. 565.
11.* Rondeletius, libri de piscibus marinis p. 520—527. Lugduni 1554.
12.* Cardanus, de rerum varietate. Basileae 1557. lib. VII. cap. XXXVII.
13.* Gesner, Conrad, Historiae animalium lib. IV. qui est de piscium et aquatilium animantium natura. Tiguri 1558. p. 561—570.
14.† Fabius Columna, Aquatil. et terrestr. aliqu. animal. observ. Romae 1616.
15.* Ulysses Aldrovandus, De reliquis animalibus exsanguibus libri quatuor. De mollibus, crustaceis, testaceis et zoophytis. p. 78—90. Bononiae 1642.
16. J. Jonstonus, Hist. nat. de exsanguibus aquaticis libri IV. Heilbronn 1767. (I. Ausg. Frankfurt 1650.)
17. Seba, Alb., Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconibus artificiosissimis expressio Amstelodami 1734—65.
18.* Bohadsch, De quibusdam animalibus marinis liber. Dresdae 1761.
19.* Linné, Systema naturae. Die verschiedenen Ausgaben, bes. wichtig die 10., 11. und 13.
20. Pennant, British Zoology vol. IV. class. VI. Worms p. 42. Lond. 1777.
21. Barbut, The genera vermium p. 31. Lond. 1783.
22.* Poiret, Reise in die Barbarey. Übersetzung. Straßburg 1789.
23. Bosc, Hist. nat. des vers. I. Ausg. Bd. I. p. 60. Paris 1802.
24.† De Roissy, Hist. nat. des Mollusques in Buffon de Sonnini t. V. Paris 1802.
25.* Cuvier, Mémoire sur le genre *Aplysie*. Ann. du Museum national d'hist. nat. Bd. II. 1803.
26. —— Le Règne animal. I. Ausgabe. Paris 1816. Nouv. éd. 1829. Bd. III. p. 60.
27. Bosc, Artikel Laplysie in Nouveau Dictionnaire d'hist. nat. t. XVII. p. 314. Paris 1817.
28. Férussac. Tableaux systematiques des animaux mollusques.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

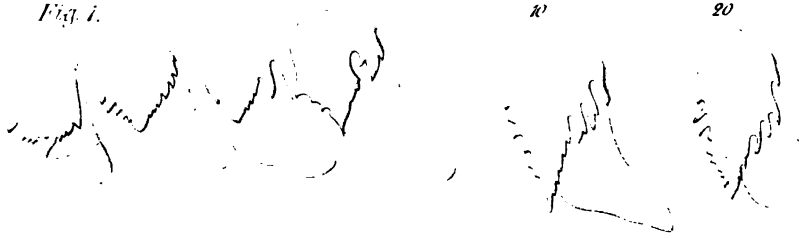


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Digitized by Google

Fig. 7.

Fig. 8

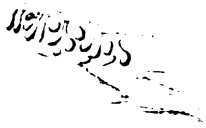


Fig. 9.

Fig. 10.

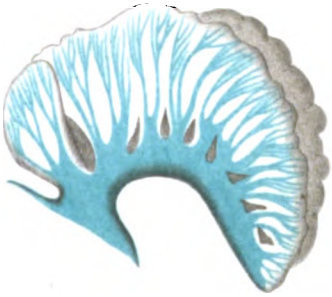
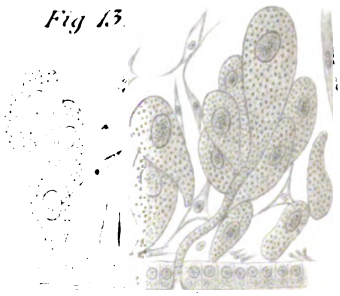


Fig. 11.

bdg

Fig. 12.

Fig. 13.



Digitized by Google

Digitized by Google

29. Lamarck, Hist. nat. des anim. s. vert. I. Ausg. Paris 1816—22. Bd. VI. 2. p. 38. II. Ausg. 1835. Bd. VII. p. 687.
30.† Delle Chiaje, in Giorn. med. nap. d'Inspruck.
31.* —— Animali senza vertebre del Regno di Napoli II. p. 54. Napoli 1822—1841.
32.* Blainville, Monographie du genre Aplysie. Journ. d. Phys. Bd. 96. p. 277. 1823.
33. —— Artikel: Lièvre marin in Dict. des sciences nat. Paris-Straßburg 1823.
34. —— Manuel de macologie et de conchyliologie. Paris 1825.
35. Payraudeau, Catal. descr. et méth. des Annél. et des Moll. de l'île de Corse. Paris 1826.
36. Risso, Hist. nat. de l'Europe méridionale Bd. IV. p. 44. Paris 1826.
37. Brugnière et Lamarck, Tabl. encycl. et méth. des trois règnes de la nature. Vers, coquilles, mollusques et polypiers. Bd. I und II. Paris 1827 und 1830. Bd. II von Deshayes.
38. Férussac, in Drapiez Dictionnaire class. d'hist. nat. t. I. bei *Aplysia*. Bruxelles 1828.
39.* Sander Rang, Hist. nat. des Aplysiens in Férussac Hist. nat. des Mollusques. Paris 1828.
40. Philippi, Enumeratio molluscorum Siciliae. Berlin 1836. p. 124.
41.* Cantraine, Malacologie méditerranéenne et littorale. Nouv. mém. de l'Acad. roy. de Bruxelles t. XIII. 1841.
42.* Philippi, Fauna molluscorum regni utriusque Siciliae. Halle 1844. p. 97.
43. Reeve, Conchologia iconica vol. XVII. London 1866—1870.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 3.

Fig. 1. Glied aus der Mitte der Radula von *Aplysia limacina* L. Seibert Nr. II. Cam. auf die Hälfte reducirt.
Fig. 2. Glied aus der Mitte der Radula von *A. depilans* L. Dies. Vergr.
Fig. 3. Glied aus der Mitte der Radula von *A. punctata* Cuv. Dies. Vergr.
Fig. 4. *A. limacina* L.
Fig. 5. *A. depilans* L. } Radula in nat. Größe.
Fig. 6. *A. punctata* Cuv.
Fig. 7. Drüse hinter der Geschlechtsöffnung von *A. limacina* L. var. *fasciata*, sog. Giftdrüse.
Fig. 8. Durchschnitt durch die hinter der Geschlechtsöffnung von *A. depilans* gelegene Gruppe von einzelligen Drüsen. Schwach vergrößert.
Fig. 9. } Kieme von { *A. limacina* L.
Fig. 10. } Kieme von { *A. depilans* L.
Fig. 11. } Kieme von { *A. punctata* Cuv.
Fig. 12. Purpurdrüsen aus dem Mantelrand von *A. limacina* L.
Fig. 13. Schnitt durch den Mantelrand von *A. punctata* Cuv.

Digitized by Google

Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen.

Von

Dr. **Johannes Frenzel.**

Mit Tafel 4.

Obgleich erst vor wenigen Jahren über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen, die sog. Leber, eine ausführliche und in vielfacher Hinsicht ausgezeichnete Abhandlung von MAX WEBER[1] veröffentlicht ist, so erschien es doch zweckmäßig, einen Theil dieser Untersuchungen an einem umfangreicheren Material zu wiederholen und zu erweitern. Anlass hierzu gab zunächst die von jenem Autor aufgestellte Theorie, dass dieses Organ sowohl wie eine Verdauungsdrüse als auch wie eine echte Leber funktionire, dass es also im Besonderen die der Galle eigenthümlichen Bestandtheile wie Gallenpigmente, Gallensäuren und Cholesterin hervorbringe und enthalte. Während nun nach neueren Untersuchungen, welche namentlich von HOPPE-SEYLER und KRUKENBERG angestellt sind, die erstere Behauptung als unbestreitbar zu betrachten ist, so musste doch die letztere, welche WEBER allerdings mit einer gewissen Vorsicht aufstellt, nach den von HOPPE-SEYLER[2] gewonnenen Resultaten zu Bedenken, zum Zweifel und zu erneuten Forschungen Anlass geben. Jedoch auch in Betreff des histologischen Baues des Drüsenepithels drängte sich mir die Frage auf, ob derselbe völlig der Darstellung WEBER's entspreche; eine Frage, welche schon desswegen berechtigt erschien, weil die Methoden, deren er sich zu seinen Untersuchungen bediente, noch unvollkommene waren und daher nicht alle Einzelheiten der Structur richtig erkennen lassen konnten. Außerdem hatte PAUL MAYER[3] in neuester Zeit über die gleiche Drüse

[1] Über den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Archiv für mikrosk. Anatomie XVII. p. 385 ff.

[2] PFLÜGER's Archiv für d. gesammte Physiologie XIV p. 395 ff.; HOPPE-SEYLER, Physiolog. Chemie 1878. p. 276.

[3] P. MAYER, Die Caprelliden des Golfes von Neapel etc. Monographie. Leipzig 1882.

Digitized by Google

der Caprelliden Angaben gemacht, welche denen Weber's zum Theil widersprachen. Schließlich fiel noch ins Gewicht, dass Weber gerade die wichtigste und am leichtesten zugängliche Crustaceengruppe, die der Decapoden, am wenigsten berücksichtigt hatte, obgleich gerade diese wegen ihrer beträchtlichen Größe für physiologische Experimente am geeignetsten und bequemsten erscheinen. Daher machte ich mir zur Aufgabe, besonders die Mitteldarmdrüse der Decapoden einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen und die marinen Amphipoden und Isopoden nur des Vergleiches wegen heranzuziehen, ferner die histologischen Verhältnisse dieser Drüse nur in so weit zu beachten, als sie zur Physiologie in unmittelbarer Berührung stehen. Es soll hier also nur das Drüsenepithel betrachtet werden, während alle andern Gewebstheile, wie die Musculatur etc., ganz außer Acht gelassen sind. Über diese Punkte sind schon von älteren Autoren, namentlich aber von Weber selbst zahlreiche Angaben gemacht, welche auf sorgfältigen Studien beruhen.

Für vorliegende Untersuchung war der große Reichthum des Golfs von Neapel von unschätzbarem Werthe. Leider konnte jedoch dieser günstige Umstand nicht in allen Punkten genügend benutzt werden, und es musste namentlich ein großer Theil der physiologischen und chemischen Experimente unterbleiben, da die Zoologische Station für derartige Arbeiten noch nicht eingerichtet ist. Doch hofft der Verf. das auf diese Weise Versäumte in späterer Zeit an geeignet conservirtem und vorbereitetem Materiale nachholen zu können.

Methoden der Untersuchung.

Für die histologisch-mikroskopische Untersuchung gelangten zwei verschiedene Methoden zur Anwendung, erstens die der directen Behandlung des frischen Gewebes unter dem Mikroskop und zweitens die der Anfertigung und Betrachtung mikroskopischer Schnittpräparate. Auch Macerationsversuche wurden angestellt; jedoch waren dieselben ohne nennenswerthen Erfolg, denn in allen Fällen gingen die Epithelzellen zu Grunde, ehe sie sich von einander trennten. Es wurden die bekannten und gebräuchlichen Flüssigkeiten zur Maceration angewendet, wie Ranvier's Alkohol, sehr verdünnte Essigsäure, eben solche Chromsäure etc.

Die Untersuchung des frischen Gewebes geschah in der bekannten und gebräuchlichen Weise, indem ein kleines Stück desselben auf dem Objektträger mit Nadeln fein zertheilt wurde. Als indifferente

Digitized by Google

Zusatzflüssigkeit eignete sich am besten das Blut des Individuums, welchem das Drüsenstück entnommen war, oder auch verdünntes Seewasser von ca. $1^1/_2$ bis 2% Salzgehalt, also 1 Theil Aqua dest. und 1 Theil Seewasser aus dem Golf. Die sog. physiologische Kochsalzlösung von $^3/_4$% dagegen erwies sich als unzweckmäßig, ein Umstand, welcher sich vielleicht dadurch erklärt, dass die Seethiere einen höheren Salzgehalt in ihren Geweben und Flüssigkeiten besitzen als die Land- und Süßwasserthiere, und dass demzufolge eine sehr dünne Salzlösung bei ihnen ähnlich wirkt, wie destillirtes Wasser bei Letzteren. Um die Einwirkung von Reagentien auf die Drüsenzellen zu studiren, verfuhr ich gleichfalls in der gebräuchlichen und zweckmäßigen Weise, indem ich einen Tropfen der anzuwendenden Flüssigkeit vom Rande des Deckglases her hinzufließen ließ und nöthigenfalls die Wirkung durch Saugen mit Fließpapier beschleunigte. Besonders bemerkt sei schließlich noch, dass stets frisch gefangene oder doch solche Thiere zur Untersuchung verwendet wurden, welche sich in möglichst normalen Ernährungsverhältnissen befanden, wofern es eben darauf ankam, das normale Aussehen der Epithelzellen festzustellen; denn es scheint, dass M. Weber und seine Vorgänger auf diesen Umstand kein Gewicht gelegt haben, obgleich derselbe gerade, wie sich später zeigen wird, von großer Bedeutung ist.

Während die oben besprochene Untersuchungsmethode nur ausreicht, um Bau und sonstige Eigenschaften der Epithelzellen kennen zu lernen, so muss man, um die Form und Gestalt der Zellen und um die Lage, welche sie zu einander einnehmen, erforschen zu können, Quer- und Längsschnitte von conservirten Drüsenschläuchen anfertigen. Zur Fixirung und Abtödtung der Gewebselemente wurden verschiedene der gebräuchlichen Flüssigkeiten versucht, theils um diejenige zu finden, welche sich zu diesem Zwecke am besten eignet, theils um die Einwirkung und Veränderung zu verfolgen, welche das Protoplasma und der Kern durch sie erleiden.

Concentrirte Pikrin-Schwefelsäure (nach Kleinenberg), welche verschieden lange Zeit auf das Gewebe einwirkte, 10 Minuten, 15 Minuten oder $^1/_2$ Stunde, erwies sich für die Leber der Decapoden wenig günstig. Ihr Eindringen in das Organ scheint zu langsam vor sich zu gehen. Die Kerne und das Kerngerüst waren meist leidlich gut erhalten, die Zellgrenzen jedoch undeutlich und verwischt. Noch weniger brauchbar zeigte sich Chromsäure (1%), Chrom- plus Essigsäure, Müller'sche Flüssigkeit etc.; dagegen ließ die unmittelbare Behandlung der Drüse mit Alkohol von 70% bis 90%, kalt oder besser

Digitized by Google

noch warm angewendet, leidlich gute Präparate entstehen, und nur die Kernstructur ging völlig verloren, während das sofortige Einbringen des Organs in absoluten Alkohol nicht vortheilhaft erschien. Noch bessere Präparate wurden durch einen Zusatz von einigen Tropfen Jodtinctur zu dem Alkohol (70%) erzielt, wodurch sich die Zellen gut fixirt zeigten, der Kern aber nicht besser erhalten blieb. Bei den Decapoden, Amphipoden und Phronimiden wurden die besten Resultate mit Sublimatlösungen erreicht. Oft zeigte die Anwendung einer alkoholischen gesättigten Sublimatlösung, welche mir zur Abtödtung der Darmgewebe der Decapoden sehr zweckmäßig erschien, gute Bilder; im Allgemeinen aber war eine concentrirte wässrige Lösung dieser Substanz am besten hierzu geeignet. Die Dauer der Einwirkung betrug 10 bis 30 Minuten, worauf das Sublimat mit Wasser ausgewaschen wurde. Letzteres wurde allmählich durch Alkohol ersetzt. Diese Methode bewirkte auch eine gute Erhaltung der Zellkerne, welche ihr Fadengerüst meist unverändert behielten. Ein ähnliches Resultat lieferte die Conservirungsflüssigkeit PERENYI's[1]; doch führt diese eine gewisse Quellung herbei, wodurch die Zellgrenzen ein wenig undeutlich werden. Im Übrigen bietet sie den Vortheil, dass sie ungemein schnell eindringt und gut fixirt. Es erwies sich noch zweckdienlicher, sie mit Sublimat zu combiniren, und zwar in der Weise, dass das Object zuerst 5 bis 10 Minuten lang in der PERENYI'schen Flüssigkeit und dann etwa eben so lange in der Sublimatlösung lag. In Betreff der Conservirung mit Osmiumsäure, welche WEBER angewendet und empfohlen hat, muss ich schließlich noch bemerken, dass dieselbe in ihrer Brauchbarkeit weit hinter den genannten Flüssigkeiten zurücksteht, denn durch sie geht die feinere Kern- und Zellstructur ganz verloren und nur die Zellgrenzen werden scharf markirt. Es ist überhaupt zu beobachten, dass die Fixirung und Conservirung dieses Drüsenepithels eine recht schwierige ist und mir trotz zahlreicher Versuche nie ganz untadelhaft und vollkommen gelungen ist. Dies liegt zum großen Theil daran, dass die Conservirungsflüssigkeiten nicht gut in das Organ eindringen, vielleicht findet aber auch eine Selbstverdauung im Innern der Drüsenschläuche statt, angeregt durch das kräftig verdauende Secret der Epithelzellen. Etwas anders als die übrigen hier in Betracht kommenden Crustaceen verhielten sich die Isopoden, denn bei diesen ergab die Behandlung mit der Pikrin-Schwefelsäure KLEINENBERG's die besten Resultate, was bei Anwendung von Sublimatlösungen bei Weitem

[1] Zoolog. Anzeiger 1882, No. 119.

Digitized by Google

nicht der Fall war. Die gesättigte Pikrinsäure, mit etwas Schwefelsäure versetzt, wurde mit der gleichen Menge Wasser verdünnt und 15 bis 20 Minuten lang einwirken gelassen.

Nach vollendeter Abtödtung und Fixirung gelangten die Präparate in schwachen und allmählich in 90%igen Alkohol, worin sie bis zum Gebrauche blieben. Zur Herstellung der Schnitte verfuhr ich nach der Paraffinmethode. Der absolute Alkohol, in welchen die Drüsenschläuche aus dem 90% igen übertragen worden, wurde durch Chloroform, letzteres bei 50 bis 55° C. durch Paraffin verdrängt. Mit Hilfe des JUNG'schen Mikrotoms verfertigte ich Quer- und Längsschnitte, welche ich, um sie nun färben zu können, mit Guttapercha auf dem Objectträger festklebte und sie nach dem von THRELFALL[1] und mir[2] angegebenen Verfahren weiter behandelte. Eine Färbung in toto war nämlich desswegen nicht von Vortheil, weil die Farbstoffe zu langsam eindrangen und eine Doppelfärbung nicht ausführbar war, welche zur schärferen Markirung der Kerne nothwendig erschien; wie denn überhaupt eine Einzelfärbung der Schnitte stets eine schönere und schärfere Tinction ergiebt.

Zum besseren Verständnis gebe ich hier noch einmal den von mir eingeschlagenen Weg kurz an. Die mikroskopischen Schnitte wurden der Reihe nach auf die trockene Guttaperchaschicht gelegt und durch schwaches und kurzes Erwärmen des Objectträgers, wobei die Klebeschicht weich wird, befestigt. Nach dem Erkalten wurde das Paraffin extrahirt, indem ich das von THRELFALL empfohlene Naphthaöl über das Präparat goss[3] und dasselbe schnell abtropfen und abtrocknen ließ. Wenn letzteres so weit erreicht war, dass sich auf dem Glase kein Überschuss von Flüssigkeit mehr befand, wurden die Schnitte mit starkem, dann mit schwächerem Alkohol beträufelt und nun gefärbt. Hierzu benutzte ich meist die saure alkoholische Carminlösung von GRENACHER, welche mit 70%igem Spiritus ausgewaschen wurde. Auch Boraxcarmin, alkoholische oder wässerige Hämatoxylinlösung (nach BÖTTCHER) wandte ich an, letztere auch in Verbindung mit dem sauren Carminalkohol, um eine geeignete Doppelfärbung zu erzielen. Es wurde zu diesem Zwecke zuerst mit Hämatoxylin überfärbt und dann mit Carmin nachgefärbt, wobei das überschüssige Hämatoxylin durch die Säure des Carmins entfernt wurde. Schließlich brachte ich das Präparat in schwächeren, dann in absoluten Alkohol, welcher

[1] und [2] Zoolog. Anzeiger 1883, No. 130, 140 und 145.

[3] Auch Benzin lässt sich zu diesem Zwecke sehr gut verwenden.

Digitized by Google

durch einige Tropfen Nelkenöl ersetzt wurde. Auch dieses muss man schnell und sorgfältig abtropfen lassen, ehe man mit Balsam bedeckt.

Als optisches Hilfsmittel diente mir ein neueres WINKEL'sches Mikroskop mit den Systemen No. 4 und No. 7 und dem Ocular No. 2; die Zeichnungen der beigegebenen Tafel sind meist mit Hilfe des Systems No. 7 bei einer Vergrößerung von ca. 350 hergestellt. Besonderen Nutzen gewährte mir die Wasserimmersion No. *B* von WINKEL, welche derselbe vor Kurzem neu konstruirt hat.

I. Die Mitteldarmdrüse der Decapoden.

A. Histologie des Drüsenepithels.

Wie WEBER darlegt, sind MECKEL[1] und LEREBOULLET[2], ferner FREY und LEUCKART[3] die Ersten gewesen, welche die sog. Leber der Crustaceen einer eingehenderen Betrachtung gewürdigt haben. Sie fanden übereinstimmend, dass das Epithel bei den Decapoden aus zweierlei Zellen zusammengesetzt wird, welche MECKEL als Fett- und bilinhaltige Zellen, LEREBOULLET als Fettzellen und cellules biliaires bezeichnete. Auch FREY und LEUCKART sahen die ersteren als Fettzellen an, während sie die letzteren nur »Zellen mit wasserklarem Inhalt« nannten. Mit den Fetttröpfchen sollte nach ihnen der Farbstoff der Galle innig verbunden sein. Auch WEBER kommt zu dem Resultat (l. c. p. 443), dass die neuen Zellen, seine »Leberzellen«, »einen fettartigen Körper bilden, an welchen der thierische Farbstoff gebunden ist«, und dass die »Fermentzellen«, also die zweite Zellart, mit einem »wasserhellen Secretbläschen« behaftet sind, was er auch von den entsprechenden Zellen der Amphipoden behauptet.

Der Erste, welcher eine andere Darstellung dieser Drüsenzellen giebt, scheint P. MAYER gewesen zu sein. Derselbe fand bei den Caprelliden, wo sich, wie sich später erweisen wird, die Verhältnisse in dieser Hinsicht ähnlich gestalten wie bei den Decapoden, ebenfalls zwei Arten von Zellen, von denen die einen, die fetthaltigen, den Leberzellen WEBER's identisch sind. Jedoch sah P. MAYER, und das ist von Wichtigkeit, dass die Fetttropfen innerhalb der Zelle farblos sind;

[1] Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. MÜLLER's Archiv 1846.

[2] Mém. sur la structure intime du foie. Paris, 1853.

[3] Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere 1847 p. 222 Anm.

Digitized by Google

er spricht ausdrücklich von »hellen Tropfen« und von »ganz farblosen Zellen«. In den anderen Zellen, welche den Fermentzellen WEBER's entsprechen, beobachtete P. MAYER dagegen nicht eine wasserklare Blase, sondern einen ungemein stark gefärbten nicht flüssigen Secretballen, so dass er behaupten konnte, dass der Farbstoff des Lebersecretes von den Fermentzellen bereitet wird (l. c. p. 155).

Obgleich diese letzteren Beobachtungen nur an Caprelliden angestellt worden, so erschien mir doch der Schluss nicht unberechtigt, dass die Verhältnisse bei den anderen Amphipoden ähnliche sein könnten, und da WEBER gefunden hat, dass zwischen diesen und den Decapoden im Bau der sog. Leber eine große Übereinstimmung herrscht, so lag der weitere Schluss ebenfalls nahe, dass dies auch bei den letzteren der Fall sein möchte. Im Folgenden soll gezeigt werden, dass diese Schlussfolgerungen richtige waren. — Von Decapoden benutzte ich 25 verschiedene Species, welche 22 verschiedenen Gattungen angehörten, zu meinen Untersuchungen. Diejenigen, deren Namen gesperrt gedruckt sind, sind besonders eingehend und als Typen behandelt worden. Außerdem besaß ich conservirte Präparate von *Astacus fluviatilis*, welche ich zum Vergleich heranziehen konnte. Folgendes sind die Namen der untersuchten Thiere: *Squilla Desmaresti* und *S. mantis; Palaemon serratus* und *P. spec.*, *Sicyonia sculpta*, *Crangon vulgaris* und *C. cataphractus*, *Lysmata seticaudata*, *Scyllarus arctus*, *Palinurus vulgaris*, *Munida rugosa*, *Callianassa subterranea*, *Gebia littoralis*, *Pagurus striatus*, *Paguristes maculatus; Dromia vulgaris*, *Maja verrucosa* und *M. squinado*, *Lambrus angulifrons*, *Pisa armata*, *Pilumnus hirtellus*, *Lupa hastata*, *Portunus arcuatus*, *Carcinus maenas* und *Gonoplax angulata*.

Die fetthaltigen Zellen bei den Decapoden. Während WEBER diese Zellen Leberzellen nannte, so mögen sie hier ihres Inhaltes halber den Namen »Fett- oder fetthaltige Zellen« führen, da ihre Lebernatur höchst fraglich und durchaus nicht bewiesen ist. Sie sind nach jenem Forscher bei *Astacus fluviatilis* mit zahlreichen Secrettröpfchen gefüllt, welche sich bei starker Einwirkung von Osmiumsäure schwärzen. Außerdem besitzt jede Zelle einen structurlosen homogenen Saum, gerade wie bei den Amphipoden, welcher jedoch auch hier »keine abhebbare oder gar zusammenhängende Haut« (Cuticula) darstellt. P. MAYER fand des Weiteren in den entsprechenden Zellen der Caprelliden noch »feine grünliche Körnchen in großer Zahl«.

Die Eigenschaften, welche ich an den fetthaltigen Zellen bei den Decapoden ermittelte, sind folgende:

Digitized by Google

Form und Größe. Über die Form der Zellen geben uns Quer- und Längsschnitte die beste Auskunft, denn sie stellen dieselbe genau so dar, wie die Zellen sie im Leben besitzen. Es ist in dieser Hinsicht zwischen den Längs- und Querschnitten kein Unterschied wahrzunehmen; in beiden erscheinen sie als langgestreckte Cylinderzellen, deren Höhe oft 5 bis 8 mal so groß ist wie der Querdurchmesser. Nur wenige Zellen haben jedoch in den Schnitten die typische regelmäßige Form (Fig. 1 u. 2), sondern sie stehen meist mehr oder weniger schief und sind vielfach krumm gebogen (Fig. 25), eine Formation, welche durch die eingeschobenen bauchigen Fermentzellen bedingt wird. Immer stehen sie unmittelbar auf der wellig gefalteten Tunica propria, und die Breite des Fußstückes ist nicht abweichend von der Breite des übrigen Zelltheils. Von der Fläche gesehen erscheinen diese Zellen etwas unregelmäßig polyedrisch, meist 5 oder 6eckig (Fig. 10, 11, 15). Im Zupfpräparat behalten sie zuweilen ihre Form unverändert bei, z. B. bei *Scyllarus*, *Dromia* und *Palinurus* (Fig. 3, 4, 17); meist nehmen sie jedoch sofort, wenn sie sich von ihrem Substrat trennen, Kugelgestalt an (Fig. 5 bis 9; 12, 13, 17, 18), so bei *Squilla*, *Maja* und *Carcinus*, und zwar geschieht dies bei der gleichen Behandlung und unter denselben Bedingungen wie bei ersteren. Man muss wohl annehmen, dass im ersten Falle die Zellen eher coaguliren und daher ihre ursprüngliche Gestalt behalten, während sie im anderen Falle noch weiter leben und von keiner Seite mehr Widerstand erfahrend sich zur vollkommenen Kugel ausdehnen und umformen.

Die Größe dieser fetthaltigen Zellen ist in einem und demselben Präparate eine annähernd gleiche, was sich sowohl an mikroskopischen Schnitten und an Flächenbildern wie an Zupfpräparaten zeigt. Es findet sich überhaupt beim Vergleich der verschiedenen Species eine große Übereinstimmung in dieser Beziehung wie auch allgemein im Bau dieser Zellen. Wie die systematische Stellung so hat ferner auch die Größe des Individuums gar keinen bestimmenden Einfluss auf ihre Größe; so sind die Zellen bei einer kleinen *Maja verrucosa* und der um Vieles größeren *M. squinado* völlig gleich groß. Wo es möglich war, maß ich den Durchmesser der frei schwimmenden kugeligen Zellen. Derselbe beträgt im Mittel 0,05 mm. Auffallend gering ist derselbe bei den Majen mit 0,035 bis 0,042 mm, etwas größer bei *Lysmata* (0,045) und bei *Palinurus* (0,05), während er bei dem bedeutend kleineren *Crangon* 0,06 mm betrug. Am kleinsten waren die Zellen bei *Palaemon*, wo ihr Durchmesser 0,032 mm war. Bei den cylindrischen Zellen ergaben sich folgende Verhältnisse: *Palinurus*, Höhe der sehr schmalen Zellen

Digitized by Google

= 0,14 mm, Breite = 0,013 mm. Ihre Höhe kann bis 0,2 steigen, ist aber meist nur ca. 0,07, wie bei *Carcinus*, und ferner ist wegen der wulstigen Anordnung der Epithelzellen ihre Höhe in demselben Querschnitte sehr variabel, und demnach auch ihre Breite, welche im umgekehrten Verhältnis zur Höhe steht.

Die Bestandtheile der fetthaltigen Zellen. Zellmembran. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass diese Zellen mit einer vollkommenen Membran umgeben sind; optisch sichtbar ist jedenfalls eine solche nicht. Auch aus dem Umstande, dass sie äußerst leicht platzen, lässt sich das Fehlen derselben erschließen. Nur am oberen freien Endtheil der Zelle findet sich eine dünne deckelartige Platte, welche sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnet. An den Schnitten so wie im Zupfpräparat erscheint sie bei seitlicher Ansicht der Zelle als eine scharf abgegrenzte, doppelt conturirte Verdickung der Zellbegrenzung. Dieses Membranstück trägt, wie schon Weber fand, einen zarten Saum, welcher im Zusammenhange das ganze Lumen des Drüsenschlauches auskleidet. Man erkennt im Zupfpräparat deutlich, dass jede Zelle für sich das ihr zugehörige Stück dieses Saumes an ihrem freien Ende besitzt; doch ist derselbe nicht überall im frischen Zustande deutlich zu sehen, schon weil sein Lichtbrechungsvermögen ein schwaches ist. Bei *Scyllarus*, *Crangon cataphractus*, *Squilla Desmaresti*, *Maia*, *Gebia* u. A. fand ich ihn meist schön deutlich, während er unter gleichen Bedingungen bei *Pagurus*, *Squilla mantis*, *Dromia*, *Munida*, *Pilumnus* und *Pisa* leicht zu Grunde geht und von der umgebenden Flüssigkeit gelöst wird. Auch beim Conserviren wird er leicht zerstört, besonders durch Säuren; denn setzt man zu dem frischen Gewebe z. B. Essigsäure unter dem Mikroskop hinzu, so verschwindet der Saum sehr schnell. Besser hielt er sich hingegen, wenn er mit Sublimatlösung behandelt wurde. Wie seine Deutlichkeit und Widerstandsfähigkeit gegen fremde Einflüsse, so ist auch seine Breite (Höhe) bei den verschiedenen Arten wechselnd. Dieselbe war bedeutend groß bei *Scyllarus*, *Crangon*, *Gebia*, *Squilla Desmaresti* und *Palaemon*, während sie bei *Dromia*, *Maja* und *Palinurus* sehr gering erschien. Durchschnittlich ist die Höhe des Saumes $^1/_{15}$ bis $^1/_{20}$ der Zellhöhe, jedoch ist sie ganz unabhängig von der Größe der Zelle und ist im ganzen Tubus (Querschnitt) eine gleichmäßige (s. Fig. 3, 4; 16—18; 1, 2 und 25).

Während dieser Saum im frischen Zustand wegen seiner Farblosigkeit und geringen Lichtbrechungskraft nur schwer sichtbar ist, wesshalb er von anderen Beobachtern häufig übersehen wurde, so ist er in den conservirten und gefärbten Präparaten desshalb besonders

Digitized by Google

deutlich zu erkennen, weil er den Farbstoff, namentlich Boraxcarmin oder Hämatoxylin, sehr stark aufnimmt und sich viel kräftiger tingirt als das Zellprotoplasma.

Weber hielt diesen Saum für homogen; dies ist er in der That jedoch nicht, denn sowohl an frischen Zellen wie in den mikroskopischen Schnitten erscheint er fein gestreift. Diese Streifung ist namentlich bei *Maja verrucosa*, *Crangon*, *Scyllarus* und *Gebia* gut sichtbar, während sie bei Anderen, z. B. bei *Dromia*, *Gonoplax* und *Carcinus* schnell verschwindet, indem der Saum völlig homogen wird. Oft glückt es ferner, an schnell hergestellten Zupfpräparaten zu sehen, dass diese Streifung hervorgerufen wird durch einzelne feine Stäbchen oder Härchen, welche dicht an einander gedrängt stehen, eben so wie sich dies an den Mitteldarmzellen der Insecten und Decapoden zeigt. Nur sind die Härchen hier viel kürzer und, wie es scheint, auch dicker als bei den Insecten, wo sie oft, wie bei den Bienen, eine große Länge erreichen; auch lässt sich an ihnen bei den Decapoden nicht ein besonderes verdicktes Fußstück nachweisen. Doch ist möglicherweise das als Membran erscheinende Deckelstück der Zelle aus einer Vereinigung der Fußstücke hervorgegangen, da dasselbe bei deren Vorhandensein zu fehlen pflegt. Durch die Einwirkung der Conservirungsflüssigkeiten und anderer Reagentien bildet sich an dem oberen äußeren Rande des Saumes ebenfalls, wahrscheinlich als Quellungserscheinung, eine Verdickung an den einzelnen Härchen, so dass hier auch eine im Schnitte sichtbare zusammenhängende Linie entsteht. Der ganze Saum sieht dann genau aus wie eine gestreifte oder von Poren durchsetzte Cuticula, als welche ihn auch Schiemenz[1] bei den Bienen angesprochen hat[2].

Der Zellinhalt. Der Inhalt der Fettzellen besteht 1) aus dem Secret, dem Product der Zelle; 2) aus dem Protoplasma und 3) dem Kern. Das Secret wird zunächst gebildet von einer mehr oder weniger großen Menge von stark lichtbrechenden kugeligen Gebilden, deren Größe eine variable ist. Sie erfüllen meist den größten Theil der Zellen, ohne jedoch den ganzen Raum derselben völlig einzunehmen. Vielmehr lassen sie oben in der Zelle eine schmale Zone frei und auch unterhalb des tiefliegenden Kerns sind sie nur spärlich vorhanden[3].

---

[1] Zeitschrift für wissensch. Zoologie XXXVIII. Bd. 1883 p. 71.

[2] Siehe Weiteres unten bei den Amphipoden p. 97.

[3] Der obere Theil der Zelle ist der dem Lumen des Drüsenschlauches, der untere Theil der der Basalmembran zugekehrte.

Digitized by Google

Die Anzahl dieser Kugeln hängt von ihrer Größe ab, denn je größer sie sind, um so weniger zahlreich können sie in dem Raum einer Zelle sein. Für jede Species ist jedoch eine bestimmte Grenze, ein Maximum der Größe und auch der Anzahl vorhanden. Auch sind in einer und derselben Zelle die Kugeln nicht immer von gleicher Größe; namentlich variiren sie um so mehr, je größer sie werden können, während bei sehr geringer Größe sie alle von annähernd demselben Umfang sind. Selten findet sich nur ein einziger großer Tropfen in der Zelle, wie es zuweilen bei *Palaemon* vorkommt. Häufiger sind neben einem solchen großen Tropfen noch einer oder wenige sehr kleine Kügelchen vorhanden, so besonders bei den beiden *Crangon*-Arten, *Squilla mantis* und *Lysmata* (s. Fig. 5, 6, 7, 11, 13, 15). Bei *Squilla* fanden sich oft auch zwei annähernd gleich große in einer Zelle (s. Fig. 6.) Die meisten Decapoden jedoch, welche ich darauf hin untersuchte, besaßen eine größere Anzahl annähernd gleich großer Kügelchen, zwischen denen eingestreut sich häufig noch eine Anzahl um Vieles kleinerer befanden, z. B. bei *Carcinus* (s. Fig. 17). Während sich hier bei *Carcinus* meist nur ca. fünf große und sehr viele äußerst kleine beobachten ließen, zeigten sich bei *Scyllarus* schon einige Kugeln mehr, und noch größer ist die Anzahl der fast gleichen Kugeln bei *Maja verrucosa* (s. Fig. 3), wo sie zwischen 8 bis 15 und mehr variiren. Auch hier findet sich außerdem eine große Menge ganz kleiner Kügelchen. Ähnlich ist es bei *Callianassa* und *Pisa*, während ihre Zahl bei *Palinurus* schon bedeutend größer ist (ca. 18 bis 25). Hier lagen häufig am Fuß der Zelle die kleineren Tropfen, während sie nach oben hin immer größer und größer wurden. Eine noch zahlreichere Menge solcher Kugeln finden sich bei *Gebia littoralis*, bei *Gonoplax* und *Pilumnus;* ihre Anzahl ist noch bedeutender bei *Dromia* und erreicht ihre Höhe bei *Munida rugosa*, wo die Tröpfchen nur noch als Granula zu erkennen waren.

Sind nur wenig solcher Kugeln vorhanden, so pflegen weitere Zwischenräume zwischen ihnen zu bestehen; je größer dagegen ihre Zahl wird, um so mehr rücken sie zusammen, und schließlich liegen sie so eng an einander, dass sie sich fast berühren, ohne sich jedoch gegenseitig abzuplatten.

Die Secretkugeln zeichnen sich besonders durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus und lassen daher sofort vermuthen, dass sie fettartiger Natur sind. Was ihre Farbe betrifft, so ist zu behaupten, dass sie im Allgemeinen und in den meisten Fällen innerhalb der Zellen selbst gänzlich ungefärbt sind, so bei den Majen, bei den Squillen, bei *Scyllarus*, *Callianassa*, *Lysmata*, *Gebia*, *Crangon vulgaris*,

Digitized by Google

Carcinus, *Palinurus*, *Pilumnus* und *Gonoplax*. Häufig findet sich jedoch ein abweichendes Verhalten, indem nämlich schon innerhalb der Zelle die Kugeln eine bräunliche oder gelbe Farbe zeigen, welch' erstere mit der später zu besprechenden der Fermentzellen übereinstimmt. Doch scheint nicht ein einziger Decapod vorzukommen, wo diese Kugeln in allen Fettzellen eines Drüsenschlauches oder bei allen Individuen einer Species derartig gefärbt sind, während es sich häufig zeigt, dass in einer Zelle sämmtliche Kugeln braun oder gelbbraun sind und in anderen Zellen derselben Drüse nur farblose sich finden. Dies beobachtete ich oft bei *Pisa*, wo sie bräunlichgelb waren, ferner bei zwei Exemplaren von *Palinurus*, wo sie hellgelb aussahen. Bei einem Exemplar von *Carcinus*, wo sonst der Zellinhalt normal farblos ist, bestand derselbe aus mehreren großen goldgelben Kugeln und einer großen Anzahl ungefärbter und bedeutend kleinerer (s. Fig. 17). Auch bei einem anderen Individuum, welches längere Zeit gehungert hatte, zeigte sich dies Verhalten, während bei einem dritten, das sich so eben gehäutet hatte, sämmtliche Fettzellen einen farblosen Inhalt aufwiesen. Auch bei den Majen fanden sich häufig die größeren Kügelchen gelbbraun, während die große Menge der kleineren und auch der ganz kleinen farblos waren. In einem dieser Fälle hatten die meisten Tropfen in einer Zelle eine hellere Farbe, während ein einziger ganz intensiv braun erschien (s. Fig. 3).

Während es im Allgemeinen immerhin selten ist, dass alle Kugeln in einer oder in mehreren Zellen farbig sind, so ereignet es sich bedeutend häufiger, dass die meisten derselben farblos sind und nur einige wenige, ja oft nur eine einzige in einer Zelle gefärbt ist. Dies ist namentlich bei *Crangon cataphractus* der Fall. Hier fand sich nicht selten, dass in einer Zelle zwei Tropfen lagen, von denen der eine stark lichtbrechende farblos war, während der andere schwächer brechende eine oder zwei stark brechende braune Kugeln, in einem anderen Falle sogar deren mehrere einschloss (s. Fig. 8 u. 9). Ein anderes Mal lag der braune Tropfen, welcher meist kleiner als der helle ist, frei in der Zelle. Wenn sich schließlich nur ein einziger Tropfen in einer Zelle befand, so war dieser stets sehr groß und farblos. Einfacher als die so eben geschilderten Verhältnisse war es bei *Dromia* und zuweilen auch bei *Palinurus*, *Maja* und *Pagurus*, wo, namentlich bei ersterer, die meisten Kügelchen in einer Zelle ungefärbt und nur einer, zwei oder drei tingirt waren. Sind die Fettkügelchen in den Zellen sehr klein, wie bei *Munida rugosa*, so sehen sie alle mehr oder weniger bräunlich aus; doch scheint dies keine Eigenfärbung zu

Digitized by Google

sein, sondern rührt wohl als rein optische Erscheinung von Lichtbrechungsverhältnissen her.

Da in den meisten Fällen die Secretkugeln der Fettzellen sich farblos zeigen, so muss man dies wohl als den normalen Zustand auffassen, zumal es sich an frisch gefangenen und ganz normal erscheinenden Thieren eben so nachweisen lässt wie an solchen, welche in Folge längeren Fastens als abnorm zu bezeichnen sind. Welche Ursachen diese zuweilen auftretende Färbung bedingen, lässt sich nicht sagen. Da diese Farbe aber mit derjenigen der Fermentzellen (s. unten p. 71) im Tone, wenn auch nicht immer in der Intensität, übereinstimmt, so muss man sie wohl für identisch und von derselben Abkunft halten. Jedenfalls ist aber die Ansicht Weber's u. A. keine allgemein gültige, dass der Farbstoff der (Crustaceen-)Leber an diese Kugeln gebunden sei, da er sich durchaus nicht constant und nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle, besonders wenn man nur auf normale Thiere Rücksicht nimmt, in dieser Form vorfindet. Andererseits ist jedoch auch die bei den Caprelliden gewonnene Meinung P. Mayer's demnach nicht zu verallgemeinern, dass die Fetttropfen farblos seien und der Farbstoff, welchen das Drüsensecret besitzt, nur von den anderen, den sog. Fermentzellen, herrühre.

Wie P. Mayer bereits bei den Caprellen fand, und wie ich bestätigen kann, färben sich die hellen Kugeln, sobald sie in das Drüsenlumen und in dessen braunen Inhalt gelangen, sofort mit dessen Farbe. Sie sind also im Stande, Farbstoff aufzunehmen. Dasselbe zeigt sich, wenn man ein Zupfpräparat einige Zeit lang stehen lässt, denn die freischwimmenden, vorher völlig farblosen Tropfen nehmen dann alle eine braune Färbung an. Noch schneller scheint dies zu geschehen, wenn man eine ganz schwache Säure (Essigsäure, 1 pro mille) hinzugefügt hat. Man könnte daher wohl annehmen, dass etwas Ähnliches auch innerhalb der Zellen stattfindet, und dass der Farbstoff nicht in diesen selbst erst gebildet wird, sondern während des Präparirens oder gar, während die Zelle noch lebt und funktionirt, von außen her hineingelangt. Gegen ersteres spricht aber der Umstand, dass sich auch bei möglichst schnellem Manipuliren und nach vorhergehender Entfernung des braunen Drüseninhalts Zellen mit gefärbten Kugeln nachweisen lassen. Über die andere Möglichkeit, welche durchaus nicht ausgeschlossen ist, seitdem K. Brandt[1] nachgewiesen, dass auch lebende Organismen fremde Farbstoffe auf-

[1] Färbung lebender einzelliger Organismen. Biolog. Centralblatt 1881.

Digitized by Google

nehmen können, kann ich leider nicht mehr als eine bloße Vermuthung aussprechen.

Die sonstigen Eigenschaften der Secretkugeln. Die Inhaltskugeln der Fettzellen sind schon von Anfang an für Fett angesehen worden, und auch WEBER erklärt sie dafür, indem er nachweist, dass sie sich mit Überosmiumsäure — allerdings erst nach längerer Einwirkung — schwärzen, ferner, dass sie sich durch Äther extrahiren lassen. P. MAYER endlich bestätigt beides bei den Caprelliden und findet ferner, dass sie bei Behandlung mit Osmiumsäure »eckige Contouren« erhalten. Für die Decapoden gilt sowohl das von WEBER bei den Isopoden als das von MAYER bei den Caprelliden Beobachtete. Nur fand ich, dass die Bräunung der Kugeln sehr schnell geschah und daher eine »sofortige« genannt werden muss. Auch ein Eckigwerden, wohl eine Schrumpfungserscheinung, ließ sich überall nachweisen, so bei *Palaemon*, *Maja*, *Gebia* etc. Dieselbe Erscheinung trat ferner auch bei Anwendung von wässriger wie alkoholischer Sublimatlösung und von Essigsäure ein, wobei die Tropfen völlig homogen und durchsichtig blieben (s. Fig. 11, 15, 18) z. B. bei *Crangon cataphractus*, *Squilla* und *Lysmata*. Es bestätigt sich ferner bei den von mir untersuchten Decapoden, dass sich diese Secretkugeln bei Zusatz von Äther, Chloroform u. dgl. lösen, ohne einen Rückstand zu hinterlassen. Dies lässt sich auch makroskopisch zeigen; denn extrahirt man die Drüse z. B. mit Äther, so erhält man in reichlicher Menge einen intensiv braungefärbten ölartigen Körper, welcher auf Papier gebracht, einen deutlichen Fettfleck giebt und beim Stehen an der Luft nach einiger Zeit ranzig wird. Untersucht man nun das extrahirte Organ mikroskopisch, so findet man keine dieser stark lichtbrechenden Tropfen mehr, ein Beweis, dass das gewonnene Öl von diesen herrührt.

Interessant ist das Verhalten dieser Fettkugeln, — als solche dürfen sie jetzt bezeichnet werden, — gegen concentrirte Säuren. Setzt man nämlich zu einem Zupfpräparat Schwefel- oder Essigsäure, so zeigt sich vorerst keine Veränderung, allmählich aber werden die Fettkugeln matter glänzend und trübe und es treten in ihnen bei Behandlung mit Schwefelsäure kleine schwarze Granula auf, während die vorher farblosen Kugeln hellgelbbraun und trübe werden. Zugleich bilden sich in ihnen vacuolenartige runde Räume von schwach violetter Färbung, welche an Zahl zunehmen, mehr und mehr wachsen und schließlich zusammenfließen, bis der ganze ehemalige Fetttropfen als eine eben so große Kugel erscheint, deren Farbe zwischen violett und

Digitized by Google

gelbbraun schwankt. Nach einiger Zeit pflegt sich diese Kugel völlig aufzulösen, und nur die Granula sind noch zu erkennen, welche möglicherweise kleine Kohlepartikelchen sind.

Schließlich sei noch erwähnt, dass die Fetttropfen sich mit Jodtinctur deutlich gelbbraun färben (*Lysmata*, *Maja* etc.).

Wie P. Mayer bei den Caprelliden fand, enthalten die Fettzellen oft noch andere Gebilde, »feine grünliche Körnchen in großer Anzahl«, welche sich in Osmiumsäure schwärzen, sich in Äther lösen, sich aber gegen Bismarckbraun anders als die Fettkugeln verhalten. Etwas diesen Gebilden dem Äußeren nach völlig Entsprechendes fand ich nur zweimal bei *Scyllarus* (s. Fig. 16), wo die Zelle außer den ungefärbten Fettkugeln noch mehrere Gruppen zahlreicher, grüngefärbter, äußerst kleiner stark lichtbrechender Kügelchen in ihrem oberen Theile enthielt. In dem einen Falle, — es war ein kleines Weibchen —, hatte die ganze Drüse eine intensiv dunkelgrüne Färbung, eine Erscheinung, welche höchst merkwürdig war, da dieses Organ bei *Scyllarus* sonst immer hellbraun gefärbt ist. In dem anderen Falle war es ein normales Männchen; auch waren hier die Kügelchen mehr bräunlichgrün, während die Drüse selbst braun aussah. Bei den meisten anderen Exemplaren von *Scyllarus* und den übrigen Decapoden ließen sich derartige Erscheinungen in der Regel nicht wahrnehmen. Zuweilen konnte man jedoch im oberen Theile der Fettzellen einen Klumpen kleiner, meist ungefärbter Kügelchen beobachten, z. B. bei *Scyllarus* und bei *Palinurus*, wo sie aber braun waren, wenn die Fettkugeln gelb erschienen.

In den meisten Fällen war von einem solchen Gebilde im frischen Zustande unmittelbar nichts zu sehen, und auch Weber scheint etwas Derartiges niemals bemerkt zu haben. Setzte ich jedoch Sublimatlösung zu einem Zupfpräparat, so wurde ein ähnlicher Klumpen oder Ballen in sehr vielen Zellen bei den meisten Decapoden sichtbar. Dieser Ballen schien aus einer großen Anzahl kleinster Kügelchen zu bestehen, welche jedoch durch die Einwirkung des Sublimats trübe geworden und eine bräunlichgraue Färbung erhalten hatten, also fast wie ein Gerinnungsproduct zu betrachten sind. In dieser Weise waren sie oft zu sehen bei *Palaemon*, *Crangon vulgaris* (aber nicht bei *C. cataphractus*), *Squilla mantis*, *Lysmata*, wo der Ballen besonders groß war und sogar zuweilen den alleinigen Inhalt einiger Zellen ausmachte, ferner bei *Maja squinado*, *Dromia* u. A. (s. Fig. 1; 7; 12—15; 18). Bei Thieren mit sehr kleinen Fetttröpfchen kamen diese Kügelchen nicht zur Beobachtung z. B. bei *Munida*, *Pisa* und *Gebia*, während sie dort, wo nur wenige große Kugeln vorhanden sind,

Digitized by Google

stets mit Hilfe des Sublimats aufzufinden waren, so bei *Lysmata* und *Squilla mantis*. Hier hatte der Ballen auch eine relativ bedeutende Größe.

In der Regel bilden die kleinen Kügelchen einen zusammenhängenden Klumpen oder Ballen von meist kugeliger Form, dessen Durchmesser nur ein geringer ist und ca. $^1/_3$ bis höchstens $^1/_2$ der Zellbreite beträgt. Immer liegt dieser Ballen im oberen Theil der Zelle, über den Fettkugeln. Zu bemerken ist, dass sich derselbe in Alkohol absolutus und Fettlösungsmitteln nicht löst, z. B. nicht in Chloroform und Naphthaöl, wenn er schon mit Sublimat oder Alkohol oder dgl. coagulirt ist. Daher ist er in den mikroskopischen Schnitten überall, wo er überhaupt vorhanden, deutlich zu erkennen, doch wird er durch Säuren, z. B. Salz- oder Salpetersäure, angegriffen, so dass in den so behandelten Präparaten nur noch ein Rest davon zu erkennen ist (s. Fig. 1). Schließlich sei noch erwähnt, dass sich dann dieser Ballen mit Tinctionsmitteln mäßig stark färben lässt, was sonst nicht der Fall zu sein scheint (vgl. *Phronima*).

Woraus dieses Gebilde besteht, ist schwer zu sagen. P. Mayer giebt an, dass die von ihm beobachteten Kügelchen entweder ein Gemenge von Fett und Pigment oder in Bildung begriffenes Fett seien. Für den Fall, dass die Kügelchen bei den Decapoden überhaupt identisch mit denen bei den Caprellen sind, lässt sich für jene das Erstere schon desswegen nicht behaupten, weil sie einmal selten gefärbt sind und zweitens sich in Chloroform etc. nicht lösen. Gegen das Letztere lässt sich einwenden, dass sie stets im oberen Zelltheile, nahe dem Lumen, liegen, mithin eher als fertiges Product anzusehen wären. Wahrscheinlich stellen sie wohl einen besonderen Eiweißkörper dar, welcher durch die gewöhnlichen Mittel zum Gerinnen gebracht wird, über dessen sonstige Natur und Function sich jedoch nichts weiter sagen lässt. Letztere scheint aber schon desswegen nicht bedeutend zu sein, weil dieser Ballen in vielen Zellen ganz fehlt und sein Vorkommen durchaus nicht constant ist; außerdem ist seine Masse im Verhältnis zu den anderen Secreten eine äußerst geringe zu nennen.

Das Zellprotoplasma. Das Protoplasma der Fettzellen findet sich in größerer Anhäufung nur im oberen und im unteren Theil der Zelle, also oberhalb der Fetttropfen und unterhalb des Kerns, während, wie schon oben gesagt, der mittlere Theil der Zelle von den Fetttropfen fast völlig eingenommen wird.

Im oberen Theil dicht unter dem Härchensaum findet sich eine deutliche Längsstreifung, welche oft schon im frischen Zustand gut zu erkennen ist (s. Fig. 3, 4, 16, 17). Die Streifen beginnen oben

Digitized by Google

meist mit breitem Fuße und spitzen sich nach unten keilförmig zu. Ihre Anzahl im optischen Querschnitte möchte 20 bis 30 betragen, z. B. bei *Maja verrucosa*, *Gebia*, *Crangon*, *Squilla*, *Dromia*, *Pagurus* und *Carcinus*. Bei *Crangon* schien jeder Streifen aus feinen an einander gereihten Körnchen zusammengesetzt zu sein. Diese Protoplasmastreifung entspricht völlig derjenigen, welche ich in den Mitteldarmzellen der Insecten und Decapoden gefunden, und bei ersteren bereits erwähnt habe[1]. Sie ist dort am deutlichsten zu erkennen, wo der Zellsaum am schärfsten zu sehen ist. Noch deutlicher, und in allen Zellen sichtbar wird sie, wenn man das frische Präparat mit Sublimatlösung behandelt, so namentlich bei *Crangon vulgaris*, *C. cataphractus*, *Squilla* und *Maja*. Im frischen Zustand erscheinen die Streifen nur kurz und nur wenig länger als die Härchen des Zellsaums; sie sind jedoch, besonders an ihrer oberen Basis, viel breiter als diese. Oft reichen sie jedoch bis dahin, wo die Fettkugeln anfangen aufzutreten. In Zellen, welche nur spärliche Fettkugeln enthalten, lässt sich durch Zusatz von Sublimat nachweisen, dass die Länge der Streifen eine viel bedeutendere ist, z. B. bei *Squilla* (Fig. 18), wo sie sich in einer kugelig gewordenen Zelle bis über die Mitte hin erstreckten. Ähnliches zeigte sich bei *Crangon vulgaris*. Auch am conservirten Material, in den Querschnitten, waren sie gut zu beobachten, auch hier am besten nach der Behandlung mit Sublimat und Alkohol (Fig. 1). Eine feine Fortsetzung dieser Streifen durch einen großen Theil der Zelle hindurch ließ sich auch in den Schnitten deutlich erkennen und zwar dort, wo die Fettkugeln nicht zu reichlich entwickelt waren. So war in einem Falle die ganze obere Zellhälfte von äußerst feinen, parallel verlaufenden Streifen durchzogen, welche erst in der Nähe des Kerns undeutlich wurden (Fig. 2). Die Streifen, besonders im oberen Theil der Zelle, sind stärker tingirbar als das übrige Protoplasma.

Derjenige Theil des Protoplasmas, welcher sich zwischen den einzelnen Fettkugeln befindet, erscheint in den frischen Zellen nur schwach granulös. In den Schnittpräparaten erkennt man jedoch, dass er von feinen verflochtenen Fädchen durchzogen ist, welche die Kugeln von allen Seiten umgeben. Auch dieses feine Netzwerk ist am schönsten sichtbar an Präparaten, die mit wässerigem Sublimat conservirt sind. Wird dagegen das Gewebe mit alkoholischer Sublimatlösung, mit Alkohol (70 % bis absol.) behandelt, so erscheint das Flechtwerk zwar un-

[1] Über Bau und Thätigkeit des Verdauungskanales der Larve des *Tenebrio molitor* etc. Berliner Entomolog. Zeitschrift 1882. 26. Bd. p. 267 ff.

Digitized by Google

deutlicher, ist aber durchsetzt und erfüllt von kleinen, ziemlich stark lichtbrechenden Granulis, welche wie die Knoten des Fadenwerks erscheinen (s. Fig. 1). Diese Granula sind eben so wie die Fädchen stärker färbbar als das Protoplasma, welches sich zwischen ihnen befindet. Am schärfsten markirt werden sie durch Alkohol absol., welcher jedoch für die übrige Zellstructur nicht vortheilhaft zu verwenden ist. Ganz eigenthümlich verhielt sich das Protoplasma der Fettzellen bei *Squilla mantis* (s. Fig. 6), indem es sich hier häufig wie von einem großmaschigen Netzwerk durchzogen oder umsponnen zeigte. Es sah so aus, als wenn das Protoplasma sich in einzelne von einander getrennte Klumpen geballt hätte. Etwas Ähnliches zeigte sich einmal an dem gleichfalls frisch präparirten Drüsenepithel von *Portunus*.

Im unteren, im Fußtheil der Zelle fehlen die Fettkugeln meist völlig, und hier ist nur Protoplasma vorhanden, welches sich in den mikroskopischen Schnitten scharf von dem übrigen Zellinhalt geschieden zeigt. In der Regel erscheint es wie zu einem Klumpen geballt, sieht fast homogen oder sehr feinkörnig aus und zeichnet sich durch eine auffallend starke Färbbarkeit aus. Am besten markirt wird es durch die Abtödtung des Gewebes mit absolutem Alkohol oder mit alkoholischer Sublimatlösung (Fig. 1 u. 2).

Das mikrochemische Verhalten des Zellprotoplasmas bietet wenig Abweichendes von der Regel. Durch Osmiumsäure (1%) wird es, wie Protoplasma überhaupt, nur langsam und schwach gebräunt, mit Ausnahme des basalen Klumpens und der Streifen oben in der Zelle. Beim Maceriren mit Ranvier's Alkohol wird die Zelle bald, nach ca. 3 Stunden, ganz zerstört (*Palaemon*), und nur der Kern bleibt erhalten. Durch die Einwirkung von conc. Salz- oder Schwefelsäure quillt das Protoplasma und zerfließt nach einiger Zeit. In starker Essigsäure, sogar in Eisessig, bleibt die Form der Zellen gut erhalten. In $^3/_4$ procentiger Kochsalzlösung halten sich die Zellen längere Zeit ganz gut und nur der Saum verschwindet schnell, während der Kern deutlicher wird. Nach einigem Stehen nimmt das Protoplasma ähnlich wie die Fettkugeln eine hellbraune Färbung an, welche jedenfalls von dem gelösten Farbstoff der Drüse herstammt. Eine Lösung von 10% Gehalt dagegen vernichtet die Zelle sofort, indem sie aus einander fließt. In gleicher Weise wirkt Ammoniakflüssigkeit.

Weber gelangte durch makrochemische Untersuchungen, indem er Gallenproben anstellte, zu dem Schluss, dass diese fetthaltigen Zellen als echte Leberzellen anzusehen seien. Nach seiner Theorie functionirt die Mitteldarmdrüse auch als Leber (»Hepatopancreas«). Sie

Digitized by Google

muss also auch Leberzellen enthalten; und da die anderen Zellen, welche das Epithel mit zusammensetzen, als Fermentzellen anzusprechen sind, so bleiben nur jene Zellen für die Secretion von Gallenbestandtheilen übrig. Auf mikrochemischem Wege lässt sich zunächst hierfür kein Beweis beibringen, denn behandelt man ein Zupfpräparat mit Salpetersäure, welche etwas salpetrige Säure enthält, so nehmen die Zellen keine charakteristische Färbung an, wie sie für die Leberzellen der Wirbelthiere angegeben wird[1], und eben so wenig mit Zucker und Schwefelsäure eine Rothfärbung. Nach C. BERNARD[2] sollen die »Glycogenzellen« bei Behandlung mit angesäuerter Jodtinctur eine weinrothe (rouge vineux) Färbung annehmen, eine Reaction, welche auch VITZOU[3] beim Häutungsvorgang der Crustaceen gefunden hat. Derartiges war jedoch trotz vielfacher Versuche hier nicht zu constatiren, sondern es fand nur eine einfache gelbbraune Färbung statt, wie sie auch anderen Zellen eigenthümlich ist. Bemerkt möge noch werden, dass diese Versuche sowohl kurze Zeit vor wie auch nach der Häutung vorgenommen wurden, ohne jedoch ein anderes Resultat zu ergeben und das Vorhandensein von Glycogen in den Zellen wahrscheinlich zu machen.

Der Zellkern. Die Form des Zellkerns ist mehr oder weniger die einer Kugel. Ist die Zelle sehr schmal, so hat er eher die Form eines Eies, indem er sich der Gestalt der Zelle anpasst. Seine Größe steht im directen Verhältnis zu derjenigen der Zelle, d. h. je größer diese ist, um so größer ist auch der Kern. Außerdem scheint er auch in dieser Hinsicht mit den Fettkugeln in Beziehung zu stehen; denn dort, wo sie groß sind, hat der Kern auch meist eine bedeutendere Größe als anderenfalls. Im Allgemeinen ist sein (räumliches) Größenverhältnis zu der Zelle wie 1 : 8 (*Squilla*). Sein Durchmesser ist dabei fast so groß wie die Breite der Zelle beträgt, so dass er beinahe die Wände der letzteren berührt. Am größten fand ich ihn bei *Carcinus* mit 0,014 mm, am geringsten bei *Munida rugosa* mit 0,0072 mm, wo auch die Fettkügelchen sich sehr klein gezeigt hatten, während bei *Maja verrucosa* mit größeren Fettkugeln auch der Kerndurchmesser größer war, nämlich = 0,013. Bei *Squilla mantis* verhält sich der Durchmesser des Kerns zu dem der Zelle wie 1 : 2. Häufig ist der Kern im frischen Zustande nicht zu sehen, weil er dann von den Fettkugeln ganz ver-

---

[1] KRAUSE, Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover 1876. p. 452.
[2] Annales des Sciences natur. Tome X. 1858. p. 116.
[3] Archives de Zoologie expérimentale. Tome X. p. 451 ff.

Digitized by Google

deckt wird. Sonst ist er ziemlich leicht durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen zu erkennen, auch zeigt er meist ein deutliches Netzwerk mit einem oder zwei Kernkörperchen und zahlreichen stark lichtbrechenden Knotenpunkten. Das Netzwerk ist am besten bei Behandlung mit Sublimat oder PERENYI's Flüssigkeit zu erhalten (s. Fig. 2), während der Kern bei unmittelbarer Anwendung von absolutem Alkohol homogen wird und nur noch das Kernkörperchen erkennen lässt (Fig. 1). Dieses hat in den conservirten Präparaten eine stark tingirte äußere Mantelzone, während das Innere schwächer gefärbt ist. Obgleich demnach die Kernstructur überall gut zu sehen, und gut zu conserviren ist, so ist es mir doch eben so wenig wie WEBER und P. MAYER gelungen, eine Kerntheilungsfigur in diesen Zellen wahrzunehmen.

Die Fermentzellen bei den Decapoden. Von der zweiten Zellart, welche das Epithel der Mitteldarmdrüse aufbauen hilft, von WEBER »Fermentzellen« genannt, berichtet dieser Autor, was auch schon FREY und LEUCKART u. A. gefunden hatten, nämlich, dass sie ein »wasserhelles Secretbläschen« enthalten (l. c. p. 443). Dagegen fand, wie schon oben erwähnt, P. MAYER bei den Caprelliden in den entsprechenden Zellen einen verschieden grüngefärbten »undurchsichtigen Ballen«, welcher nicht flüssig ist, und schließt daher mit Recht, dass der Farbstoff der im Lumen befindlichen Flüssigkeit in diesen »großen Zellen« entsteht. Ganz ähnlich verhalten sich nun der Hauptsache nach die Dinge bei den Decapoden.

Gestalt und Größe. Eben so wie die fetthaltigen bleiben diese Zellen am besten in Krebsblut oder verdünntem Seewasser erhalten; doch lässt sich im Allgemeinen aussagen, dass sie weniger langsam absterben als jene. Man findet sie daher meist in Kugelform, welcher auch ihre natürliche Gestalt sehr nahe kommt. So sieht man sie fast stets als Kugeln umherschwimmen bei *Palaemon serratus*, *Maja verrucosa* und *M. squinado*, *Callianassa*, *Crangon*, *Munida* und *Carcinus*. In vielen Fällen nehmen sie jedoch eine Gestalt an, welche zwischen der ursprünglichen und der Kugel die Mitte hält (s. Fig. 20), namentlich bei *Scyllarus*, *Maja*, *Squilla*, *Palinurus*, *Crangon*, *Carcinus* etc., während sie in selteneren Fällen sofort erstarren (natürlich unter gleichen Bedingungen), z. B. bei *Lysmata*, *Dromia*, *Pisa* und *Squilla Desmaresti* (s. Fig. 22). Im Flächenbilde nähert sich ihre Form derjenigen eines Kreises; sie sind polyedrisch, oft mit 9 und mehr Ecken, und die einzelnen Seiten dieser Figur sind oft ausgebaucht, so

Digitized by Google

dass sie die Fettzellen bei Seite drängen, welche sie von einander trennen (s. Fig. 10).

In den Schnittpräparaten, wo sie ihre natürliche Form zeigen, sind sie von sehr verschiedenem Aussehen. Oft sind sie fast völlig isodiametrisch, meist mehr becher-, ei- oder trichterförmig. Nur wenige von ihnen reichen bis zur Basalmembran hinab, denn die meisten zeigen sich dicht unter dem Kerne völlig abgeschlossen, so dass die Zellen etwa nur halb so hoch sind wie die anderen Epithelzellen (s. Fig. 29). Andere wieder haben eine spitz dreieckige Form, deren zugeschärfte Spitze auf der Tunica propria aufsitzt, eine Erscheinung, welche weiter unten ausführlicher besprochen werden soll.

Die Anzahl dieser Secretzellen ist bei den verschiedenen Individuen eine äußerst variabele; doch ist sie in den meisten Schnitten stets geringer als die der Fettzellen, was sich auch am Flächenbilde zeigt, wo die Fermentzellen unter den letzteren so vertheilt sind, dass auf je eine von jenen 3 bis 6 von diesen zu rechnen sind. Es lässt sich ferner nachweisen, dass die Anzahl der Fermentzellen im normalen Zustand, wenn das betreffende Exemplar reichliche Nahrung hat und gut verdaut, bedeutend größer ist als im Hungerzustand, und man sieht schon daran, welch' eine wichtige Rolle sie bei der Verdauung spielen. Lässt man einige Decapoden absichtlich hungern, indem man sie in filtrirtes Seewasser setzt, so zeigt sich dies in unzweideutiger Weise, und schon äußerlich ist es dadurch sichtbar, dass die Drüse meist heller und weniger gefärbt aussieht, z. B. bei *Scyllarus, Palaemon* etc., während die Fettzellen von diesen Verhältnissen ganz unabhängig sind.

Meist sind die Fermentzellen etwas größer als die Fettzellen; doch ist der Unterschied nicht allzugroß, da sie zwar bedeutend breiter als diese sind, aber meist nicht die Höhe derselben erreichen, eben weil sie nicht auf der Tunica propria stehen. Die größten Zellen schienen sich bei *Carcinus* zu finden, wo ihr Durchmesser 0,111 mm betrug, nächstdem kommt *Crangon cataphractus* mit 0,09 mm, während die Zellen bei *C. vulgaris* etwas kleiner sind (0,066 mm). Ihre mittlere Größe scheint 0,07 mm zu sein, während die der Fettzellen nur 0,05 mm beträgt, so bei *Maja* und *Dromia*. Kleiner fand ich sie bei *Squilla* (0,05 mm) und am kleinsten bei *Palaemon* mit 0,035 mm, wo auch die fetthaltigen sehr klein sind.

Die Bestandtheile der sog. Fermentzellen. Zellmembran. Über diesen Punkt gilt das Gleiche, was schon bei den Fettzellen gesagt worden ist. Der obere freie Theil der Zelle besitzt auch hier einen membranartigen Deckel, der mit dem gleichen Härchensaum

Digitized by Google

besetzt ist, welcher sich in keiner Hinsicht von dem jener Zellen unterscheidet (s. Fig. 20, 22, 24, 25).

Der Zellinhalt. Auch bei den Fermentzellen bildet das Secret räumlich schon den Hauptbestandtheil. Es stellt einen runden Ballen annähernd von Ei- oder Kugelgestalt dar, welcher im völlig reifen Zustand den größten Theil der Zelle ausfüllt und nur oben und unten einen schmalen Saum übrig lässt. Dieser Ballen besteht aus einer membranösen Blase, welche bei allen Decapoden einen körnigen und gefärbten Inhalt führt. Dies ist nicht nur bei den Seekrebsen, sondern auch bei den Süßwasserkrebsen, bei *Astacus fluviatilis* und *Palaemonetes varians* der Fall. Meist ist der Inhalt der Blase hell- oder dunkelbraun gefärbt, und von seiner Farbe hängt diejenige des Drüsensecretes wie auch die der ganzen Drüse ab (s. Fig. 20, 21, 22, 24). Dunkelbraun ist er meist bei *Dromia*, *Crangon*, *Lysmata* und *Munida*, heller gefärbt bei der Mehrzahl der anderen Decapoden, z. B. bei *Maja*, *Scyllarus*, *Palinurus*. Bei *Portunus* und *Pisa* war er oft rostbraun, bei *Carcinus*, *Pilumnus* und *Gonoplax* mehr röthlichbraun. Sehr hell war seine Farbe in der Regel bei *Palinurus*, *Callianassa*, *Gebia*, *Pagurus*, *Astacus fluviatilis* und *Palaemonetes varians*, und bei *Squilla mantis* immer ganz hellgelb. Doch ist dabei zu bemerken, dass häufig bei ganz normal erscheinenden Individuen der gleichen Species die Färbung der ganzen Drüse resp. des Blaseninhaltes ganz verschieden ist, ohne dass sich dafür eine bestimmte Ursache angeben lässt. So ist es nicht selten bei *Dromia*, wo die Drüse zuweilen braunschwarz, zuweilen rostbraun erscheint, und ähnlich ist es bei *Scyllarus*, wo sogar eine ganz andere Farbe auftreten kann, nämlich die grüne. Eine solche intensive grüne Färbung zeigte sich in jenem Falle, wo die früher besprochenen kleinen Granula der Fettzellen gleichfalls grün gefärbt waren. Normal grün ist der Inhalt der Blasen jedoch stets bei *Palaemon serratus* und *P. spec.*, welch' letzter überhaupt ein grünes Aussehen hat, während der erstere grau ist.

Im normalen Zustande besteht der Blaseninhalt aus einer feinkörnigen Masse, welche häufig zu einzelnen Klumpen geballt ist (cf. Fig. 20), z. B. bei *Maja* und *Crangon*, zwischen welchen Klumpen sich schmale hellere Zwischenräume befinden. Dass die Masse wirklich aus festen Granulis besteht, erkennt man deutlich, wenn die Blase platzt und dieser Inhalt herausströmt; die Zwischenräume zwischen den Granulis oder den Klumpen dagegen sind von einer farblosen oder sehr schwach gefärbten Flüssigkeit erfüllt. Zwischen diesen braunen Granulis vertheilt befinden sich oft andere größere von starkem Licht-

Digitized by Google

brechungsvermögen oder selbst große Tröpfchen von brauner Farbe, z. B. bei *Squilla*. Einmal enthielten bei *Crangon vulgaris* einige der Blasen sogar intensiv roth gefärbte stark glänzende Kügelchen, während der Blaseninhalt selbst grünlichbraun aussah.

Häufig ist nicht die ganze Blase mit diesen Granulis erfüllt, sondern es finden sich nur einzelne Klümpchen oder Bällchen davon vor, welche zerstreut meist in der Mitte liegen, und oft erscheint jedes dieser Klümpchen wie von einem besonderen Bläschen umgeben, z. B. bei *Crangon cataphractus*, während der übrige Theil der großen Blase von einer ziemlich stark lichtbrechenden, farblosen oder ganz schwach gefärbten Flüssigkeit eingenommen wird. Schließlich findet man nicht selten Individuen, wo von diesem gefärbten granulösen Inhalt nichts zu sehen und nur jene farblose oder schwach gefärbte Flüssigkeit vorhanden ist, wobei aber die Blase ihre Form unverändert beibehält. Die Erklärung für diesen Zustand ist folgende. Es lässt sich zunächst nachweisen, dass sich dies besonders bei Individuen findet, welche in der Häutung begriffen sind, welche also eine Zeit lang nichts fressen. Lässt man daher einige Exemplare mehrere Tage in filtrirtem Seewasser hungern, so wird die sog. Leber mehr oder weniger hellfarbig und der braune Inhalt der Fermentblasen ist zum großen Theil oder ganz verschwunden. So zeigten sich z. B. bei einem *Scyllarus* nach 6tägigem Fasten nur noch einzelne braune Körnchen und bei einem anderen nach 14 Tagen nur noch Flüssigkeit in der Blase. Dasselbe ließ sich bei mehreren *Dromia* und *Carcinus* nachweisen.

Es soll hiermit jedoch nicht behauptet werden, dass das Hungern die einzige Ursache dieser Veränderung ist, denn es finden sich zuweilen anscheinend ganz gut gefütterte Individuen, bei denen doch der Inhalt der Fermentblasen ein sehr geringer ist und wo sich für dieses Verhalten gar kein bestimmter Grund nachweisen lässt. Es erklärt sich aber aus allen diesen Umständen, wesshalb frühere Forscher und zuletzt auch Weber von diesem Blaseninhalt nichts gesehen haben, da sie meist abnorme Exemplare zur Untersuchung vor sich hatten. Denn die bei Händlern käuflichen Flusskrebse pflegen oft längere Zeit gefastet zu haben, ehe sie zum Verkaufe kommen; und wenn man sie behufs der Untersuchung in Aquarien hält, so ist ihre Ernährung in der Regel auch keine allzureichliche und gleichmäßige. Außerdem ist auch der Blaseninhalt beim Flusskrebse gewöhnlich nur schwach gefärbt, so dass er um so leichter übersehen werden kann.

Auch in denjenigen Zellen, welche noch nicht ihre volle Reife erreicht haben, ist schon eine Fermentblase vorhanden, wie weiter

Digitized by Google

unten gezeigt werden soll. Die Blasen dieser Zellen besitzen ebenfalls schon den braunen Inhalt; doch ist dieser meist noch hellfarbig und nur in spärlicher Menge vorhanden, wie auch die Blase selbst hinsichtlich ihrer Größe eine nur geringe Entwicklung zeigt.

Die braune Masse in den Fermentblasen verhält sich mikrochemisch gegen Reagentien wie folgt.

Bei den Isopoden, wo WEBER zweierlei Zellen in der sog. Leber fand, sollen sich die einen mit Überosmiumsäure schnell dunkel färben, und jener Autor schließt nach der von NUSSBAUM[1] aufgestellten Theorie, dass dies die Fermentzellen seien. Bei den Decapoden scheint er diesen Versuch nicht ausgeführt zu haben; da aber nach seiner Ansicht die früher besprochenen und von ihm als »Leberzellen« bezeichneten Zellen als solche keine fermentbildende Function haben können, so bleiben folgerichtig nur die ersteren übrig, denen man eine solche Function zuschreiben kann. In der That aber verhalten sie sich ganz indifferent gegen Osmiumsäure, und nachdem ich schon früher an den Mitteldarmzellen der Insecten[2] gezeigt habe, dass die Fermentzellentheorie NUSSBAUM's keine allgemein gültige ist, bin ich in Betreff der Epithelzellen der Mitteldarmdrüse der Decapoden zu dem gleichen Schlusse gelangt. Wird nämlich zu einem frischen Präparate Überosmiumsäure (1 %) hinzugesetzt, so tritt weder ein Dunklerwerden der braunen Granula, noch der Blasenflüssigkeit, noch des Zellprotoplasmas ein, wenigstens nicht innerhalb kürzerer Zeit, und erst nach längerer Einwirkung bräunt sich das Protoplasma ein wenig — gerade wie in anderen Zellen. Wie später zu beweisen sein wird, sind diese Zellen nichtsdestoweniger als Fermentzellen anzusehen.

Bei Behandlung mit conc. Salzsäure bleibt die braune Masse zunächst unverändert; auch die Zelle bleibt ungelöst und nur eine geringe Quellung lässt sich wahrnehmen (*Maja*). Erst nach einiger Zeit quillt auch die Blase, indem zugleich die Granula gelöst und entfärbt werden.

In verdünnter Salzsäure (10 %) zeigte sich dasselbe Verhalten; denn selbst nach dreistündiger Einwirkung unter dem Deckglas war eine starke Veränderung noch nicht eingetreten. Dasselbe gilt von einer nur 1procentigen Lösung, während in einer noch schwächeren, von 1 pro mille Gehalt, die Zellen schnell quollen und die braunen Granula gelöst wurden, während die Farbe noch erhalten blieb, so dass

---

[1] Archiv für mikrosk. Anatomie 1877 XIII; 1878 XV; 1879 XVI.

[2] l. c. p. 273 ff.

Digitized by Google

die unverletzte Blase wie von einer braunen Flüssigkeit erfüllt aussah. Erst später verschwand auch die Farbe völlig.

Wirkte conc. Schwefelsäure auf die Zellen, so wurden die braunen Körnchen bald gelöst und entfärbt. Auch die Zelle ging schnell zu Grunde.

Bei der Anwendung von conc. Salpetersäure war die Wirkung ähnlich wie bei der Salzsäure. Nach 22 Stunden zeigten sich die Körnchen entfärbt, aber noch nicht gelöst. Auch die Blasen waren noch erhalten, während die Zellen selbst zum größten Theil zerstört waren.

Um die Einwirkung von organischen Säuren festzustellen, wurde Essigsäure benutzt. In Eisessig war zunächst keine Veränderung sichtbar, dann quoll der Zellinhalt und wurde entfärbt, wobei die Zellen meist gesprengt wurden. Noch langsamer wurde diese Wirkung durch gewöhnliche conc. Essigsäure erreicht, und ganz dünne Essigsäure (1 pro mille) wirkte nur langsam quellend und entfärbend, ohne dass die Körnchen dabei zugleich gelöst wurden.

In Ammoniak trat sofort eine starke Quellung der braunen Masse ein, wobei die einzelnen Granula gelöst wurden und die Färbung verschwand. Zugleich platzte die Zelle.

Kalilauge wirkte in derselben Weise.

Wurde zu einem frischen Präparate Kochsalzlösung von 10% hinzugesetzt, so blieben die Fermentzellen eine Zeit lang ungelöst und nur eine starke Schrumpfung trat ein. Die braunen Granula waren noch nach einer Stunde unverändert. Wie schon erwähnt, erwies sich eine $1^1/_2$ bis 2procentige Kochsalzlösung als möglichst indifferent, eine Lösung von $^3/_4$% zerstörte die Zelle dagegen meist in kurzer Zeit. Hierbei wurde der braune Inhalt entfärbt und gelöst, so dass nun die Blasenflüssigkeit braun gefärbt erschien.

Besonders bemerkt sei noch, dass Jodtinctur auch in diesen Zellen keine Rothfärbung hervorrief, weder im Protoplasma noch in der Secretblase. Ersteres wurde nur gelbbraun, letzteres etwas dunkler gefärbt.

Wässerige Sublimatlösung ließ eine schnelle Gerinnung des Protoplasmas eintreten. Auch der Blaseninhalt wurde trübe und mehr graubraun, doch ging die eigentliche Farbe nicht verloren. Eben so bewirkte Alkohol ein schnelles Gerinnen, wobei jedoch der Farbstoff verschwand. Derselbe wird durch Alkohol aufgelöst, was sich auch makroskopisch nachweisen lässt, wenn man die Drüse damit extrahirt. Desgleichen wird er durch Äther oder Chloroform gelöst, woher es kommt, dass in den mikroskopischen Schnitten der Inhalt der Ferment-

Digitized by Google

blasen meist farblos oder sehr schwach gefärbt erscheint. Auch Aqua destill. oder Glycerin besitzen eine ähnliche Wirkung, ersteres innerhalb längerer, letzteres innerhalb kürzerer Zeit. Es sei hierbei jedoch bemerkt, dass sowohl Glycerin, wie auch Alkohol, Äther etc. nur den Farbstoff ausziehen, ohne die Granula selbst zu lösen.

Bei vielen Decapoden, besonders bei *Maja* und *Carcinus*, ferner bei *Callianassa*, *Squilla mantis* und *Dromia* finden sich innerhalb der Secretblase häufig lange farblose Krystallnadeln (s. Fig. 20), welche theils vereinzelt liegen, theils strahlig angeordnet sind. Bei *Carcinus* fanden sie sich in fast sämmtlichen Exemplaren, welche ich daraufhin untersuchte, nahezu eben so häufig bei *Maja*, während sie bei den anderen der Genannten seltener vorkamen und bei anderen Species nie zu beobachten waren. Sie waren sowohl bei gut genährten wie auch bei hungernden Thieren fast in jeder Fermentzelle nachzuweisen; auch bei einem *Carcinus*, welcher sich eben gehäutet hatte, waren sie sehr zahlreich, während der braune Inhalt in diesem Falle völlig fehlte.

Diese Krystallnadeln, welche oft sehr dünn und lang sind und daher wie eine Falte in der Blasenmembran aussehen, sind unlöslich in Alkohol abs., Äther, verdünnter Essigsäure. Schwer löslich sind sie in Wasser und conc. Essigsäure, leichter löslich in Kalilauge, wässriger und alkoholischer Ammoniaklösung und in Salpetersäure. Aus der essigsauren und ammoniakalischen Lösung schieden sie sich beim Verdampfen wieder aus. Mit Osmiumsäure schwärzen sie sich nicht, sind also kein krystallisirtes Fett, wofür man sie ihres Aussehens wegen leicht halten könnte.

Die Form, in welcher diese Substanz krystallisirt ist, ist ganz diejenige, in welcher das Tyrosin vorzukommen pflegt, und auch das Verhalten derselben gegen die soeben genannten Reagentien spricht dafür, dass sie als solches anzusehen ist. Es können allerdings diese beiden Argumente noch nicht als völlig beweiskräftig angesehen werden, und es bleibt noch übrig, makrochemisch nachzuweisen, dass die Mitteldarmdrüse der Decapoden wirklich Tyrosin enthält. Zu diesem Zwecke wurde ein ammoniakalisches Extract aus der Drüse hergestellt, welches die gleichen Krystallformen in großer Menge lieferte. Auch in anderer Weise erhielt ich dieselben. Nachdem die Drüse von mehreren Individuen von *Maja* mit absolutem Alkohol und Äther ausgezogen, digerirte ich auf das Anrathen von Dr. Theodor Weyl (in Erlangen) den Rückstand ca. 18 Stunden lang mit 30procentigem Alkohol, filtrirte und dampfte das Filtrat ein, in welchem eine reichliche Menge von Tyrosinkrystallen vorhanden waren, welche in ihrem Aussehen und Ver-

Digitized by Google

halten gegen Reagentien mit den Krystallen in den Zellen völlig übereinstimmten. Dampfte ich dieselben nach SCHERER's Methode mit Salpetersäure ein, so ergab der Rückstand, mit etwas Kalilauge versetzt, die charakteristische (orangerothe) Färbung, welche auf Tyrosin hinweist.

Diese Tyrosinkrystalle in den Fermentblasen sind jedenfalls auch identisch mit den Krystallnadeln, welche P. MAYER — jedoch nur ein einziges Mal — bei einer Caprellide gefunden hat[1]. Auch diese Krystalle schwärzten sich nicht in Osmiumsäure und waren in Essigsäure und Alkohol unlöslich.

Auch das Pancreassecret der Wirbelthiere enthält normal Tyrosin, ein Umstand, welcher in so fern interessant ist, als das Secret der sog. Leber der Crustaceen mit jenem in seinen Eigenschaften große Ähnlichkeit hat[2].

Einige Male fanden sich bei *Dromia* anstatt dieser Krystalle andere von unbekannter Natur. Sie waren nur in wenigen Fermentblasen sichtbar, und auch dann nur in geringer Anzahl (ca. 3 bis 6). Ihre Größe war eine äußerst kleine, ihre Form anscheinend die eines Würfels. Auch sie schienen, gerade wie die Granula, eine braune Färbung zu besitzen. In Wasser waren sie unlöslich, denn in einem Präparate, welches 24 Stunden lang mit Aqua destillata versetzt im feuchten Raume gelegen hatte, waren sie noch unverändert und ungelöst. Für Kochsalzkrystalle können sie also nicht angesehen werden.

Andere Zellbestandtheile. Ganz reife und ausgewachsene Zellen pflegen außer der besprochenen Fermentblase, dem Kern und einer geringen Menge Protoplasma nichts weiter zu enthalten. Etwas jüngere Zellen jedoch besitzen noch eine geringe Anzahl von vacuolenartigen Kügelchen, welche ein schwächeres Lichtbrechungsvermögen als Fett haben. Sie liegen stets oberhalb des Secretballens, meist dicht gedrängt, und bilden so eine schmale Zone quer durch die Zelle hindurch (s. Fig. 20, 21, 22 etc.). Ihre Menge ist verschieden, je nach dem Reifezustand der Zelle; im Mittel sind es 15 bis 20 Stück. Je älter die Zelle ist, um so kleiner werden sie, während sie in den jüngeren oft eine erhebliche Größe haben und einen größeren Raum in der Zelle einnehmen. Deutlich zu sehen sind sie auch im Flächenbild (s. Fig. 23) bei hoher Einstellung des Tubus. Sie sind entweder ganz farblos oder gelblich gefärbt, wie bei *Crangon vulgaris* und *Palinurus* (s. Fig. 21),

[1] l. c. p. 155.

[2] S. unten p. 83.

Digitized by Google

bei welch letzterem sie auch einmal hellbraun waren, wobei zugleich die Fettkugeln der anderen Zellen ähnlich gefärbt erschienen. Gegen Osmiumsäure verhalten sie sich völlig indifferent; durch Fettlösungsmittel scheinen sie jedoch aufgelöst zu werden, da sich an ihrer Stelle in den mikroskopischen Schnitten nur noch ungefärbte Hohlräume finden.

Zuweilen finden sich noch in nicht ganz reifen Zellen unterhalb der großen Fermentblase mehrere, ca. 4 bis 6, kleine stark lichtbrechende und oft braun gefärbte Kugeln, welche wie Fett aussehen. Dieselben liegen um den Kern herum, so bei *Maja squinado* und bei *Pagurus*. Bei anderen Decapoden fanden sie sich seltener und meist ungefärbt.

In Betreff des Protoplasmas gilt zunächst dasselbe wie von dem der Fettzellen. Es erscheint im oberen Theile der Zelle längsgestreift, was sowohl in frischen wie in conservirten Präparaten zu erkennen ist. In frischen Zellen war diese Streifung besonders deutlich bei *Crangon cataphractus* zu sehen. Auch hier beginnen die Streifen oben mit breitem Fuße und spitzen sich nach unten keilförmig zu, was sich auch, wenngleich minder scharf, bei *Gebia*, *Pagurus*, *Squilla*, *Lysmata*, *Scyllarus* (s. Fig. 20) und *Carcinus* wahrnehmen ließ. In den reiferen Zellen kann diese Streifung natürlich nur bis zu der Fermentblase reichen, da diese das Protoplasma völlig verdrängt. Doch auch in jüngeren Zellen, wo die Blase noch sehr klein war, ließen sich die Streifen nur im oberen Zelltheile erkennen und in ganz jungen fehlten sie sogar gänzlich (s. Fig. 26).

Das übrige Zellprotoplasma bietet nichts Besonderes dar und erscheint sowohl im gehärteten wie im lebenden Zustande fein granulirt. Es ist nur in geringem Grade tingirbar.

Der Zellkern. Die Lage des Zellkerns ist stets unterhalb der Fermentblase; seine Gestalt ist meist elliptisch, seine Größe sehr verschieden, und zwar steht sie im umgekehrten Verhältnis zu derjenigen der Zelle. In den reifen Zellen liegt er der Blase dicht an und ist daher hier mehr scheiben- oder tellerförmig (s. Fig. 24). In etwas jüngeren Zellen ist er elliptisch und liegt quer in der Zelle; in noch jüngeren ist er bedeutend größer und liegt hier so, dass seine Längsachse von oben nach unten geht. Seine Lage ist also gerade umgekehrt wie in den etwas älteren Zellen. Man sieht aber überall, dass der Kern um so kleiner erscheint, je größer die Zelle ist und je mehr die Fermentblase entwickelt ist. In den meisten Fällen ist jedoch sein Verhältnis zu demjenigen der Zelle kleiner, als es bei den fetthaltigen Zellen der Fall ist. Auch ist die absolute Größe des Kernes der Fermentzellen

Digitized by Google

in der Regel eine geringere als diejenige des Kernes jener Zellen. In den ganz reifen Zellen erscheint der Kern völlig homogen, was in den mikroskopischen Schnitten am klarsten nach Behandlung mit Sublimat zu sehen ist; in jüngeren Zellen erblickt man in ihm entweder eine Anzahl größerer Granula oder ein Kerngerüst in der Form des gewöhnlichen Netzwerkes.

Außer den weiter oben besprochenen Fettzellen und diesen Fermentzellen lassen sich in jedem Drüsenschlauch noch andere Zellen von mannigfacher Form und Größe wahrnehmen, welche durch die stärkere Färbung, welche sie im gefärbten Schnitte erhalten, sofort ins Auge fallen. Es lässt sich unschwer ein Zusammenhang zwischen ihnen und den Fermentzellen erkennen, so dass man sie als die Jugendformen derselben bezeichnen kann. In dem jüngsten Stadium, welches in den Schnitten zu finden ist, nähert sich ihre Form derjenigen einer Kugel, d. h. sie sind fast isodiametrisch (s. Fig. 28), wobei sie mit breiter Basis der Tunica propria aufsitzen, während ihre Spitze nach oben gerichtet ist, so dass sie im Durchschnitt mehr oder weniger die Gestalt eines gleichseitigen sphärischen Dreiecks haben. Im frischen Zustand ist ihr Protoplasma stark granulös und bräunt sich schnell mit Osmiumsäure. In den Schnitten zeigt es sich sehr kräftig gefärbt, eine Eigenthümlichkeit, welche allen jungen sich entwickelnden Zellen überhaupt eigen zu sein scheint. Wenigstens habe ich das Gleiche auch an dem Mitteldarmepithel der Insecten und des Flusskrebses beobachtet. Der Kern dieser jungen Zellen ist von enormer Größe und füllt meist die Zelle fast völlig aus. Er besitzt ein schönes Netzwerk, eine dicke Membran und meist ein oder zwei stark lichtbrechende Kernkörperchen, welche sich wie das Netzwerk, dessen Knötchen und die Membran leicht tingiren lassen. Die übrigen Theile des Kerns sind dagegen fast ganz ungefärbt. Unzweifelhafte Kerntheilungsfiguren habe ich jedoch hier niemals beobachten können, obgleich ich, um sie zu erhalten, die verschiedensten Konservirungsmethoden (Pikrinsäure etc.) in Anwendung brachte. Da das Netzwerk so deutlich zu sehen und so gut fixirt war, so müsste man dies von etwa vorhandenen Theilungsfiguren ebenfalls erwarten können; ich glaube daher annehmen zu können, dass solche hier nicht existiren und dass die Zellbildung in anderer Weise vor sich geht.

Aus den Bildern, welche die mikroskopischen Schnitte darstellen, lässt sich schließen, dass die Zellen allmählich nach dem Lumen hin spitz auswachsen, indem sie zunächst ihre breite Basis beibehalten (s. Fig. 26, 27). Der Kern nimmt jedoch an diesem Wachsthum nicht

Digitized by Google

mehr theil, behält aber vorläufig noch sein Netzwerk bei. Das Protoplasma der Zellen zeigt sich oft grobkörnig, besonders im unteren Theile, und sieht fast wie ein gröberes engmaschiges Netzwerk aus. In der Regel wird hier schon der Anfang der Secretblase sichtbar, welche zuerst als kleines meist noch wasserhelles vacuolenartiges Bläschen auftritt. Zuweilen scheinen auch zwei solcher Bläschen zu entstehen, welche sich in der Folge jedenfalls vereinigen, da die reife Zelle stets nur eine Blase enthält. Auch die oben besprochenen vacuolenartigen Kügelchen treten bald auf. Wenn die junge Zelle ihre größte Höhe, d. h. die Oberfläche des Epithels, erreicht hat, so schwillt sie oben mehr und mehr an (s. Fig. 25), indem sich die Blase dabei in gleicher Weise vergrößert. Zugleich wird der Fuß immer schmaler und ist weiterhin nur noch als dünner Stiel zu erkennen. Der Kern verliert dabei sein Netzwerk und seine Kernkörperchen und wird mehr länglich: dann wird er immer kleiner, wobei seine Structur völlig schwindet, so dass er schließlich, wie oben beschrieben, homogen erscheint und sich ganz gleichmäßig färben lässt. Je schmaler der Fuß wird, um so mehr rückt der Kern nach oben und schließlich kommt er dicht unter die Blase zu liegen. Nun verschwindet der Rest des Zellfußes ganz, die Zelle rundet sich unten ab und ist jetzt eine reife Fermentzelle. Sie hat sich demnach ganz von der Tunica propria losgelöst und steckt wie ein Keil zwischen den anderen Epithelzellen.

Wie weiter unten noch besprochen werden soll, gehen diese Zellen behufs der Secretbildung zu Grunde. Daher erklärt sich die reichliche Menge der Ersatzzellen, welche in manchen Querschnitten die der fertigen Secretzellen übersteigt. Woher diese Zellen nun ihren eigentlichen Ursprung nehmen, ist noch unklar. Es ist mir, wie gesagt, nie geglückt, Theilungsbilder an Kernen oder Zellen zu finden, auch nicht einmal zwei Kerne in einer Zelle oder etwa einen bisquitförmigen Kern. Da ich im Darm der Krebse und Insecten habe Theilungsfiguren finden können, und da gerade hier die Zelltheilung eine sehr lebhafte und häufig sein müsste, wie sich aus der großen Anzahl der Ersatzzellen schließen lässt, so glaube ich, dass sich bei der Conservirung unbedingt Spuren einer solchen Theilung hätten erhalten müssen, wenn sie eben hier stattfände. Auch P. Mayer hat in der sog. Leber der Caprelliden nichts Derartiges sehen können, und Weber sagt in Betreff der Isopoden ausdrücklich (l. c. p. 402): »Eine Zelltheilung selbst wurde niemals bemerkt, mit Ausschluss der indifferenten Zellen des blinden Endes der Schläuche.« Dass er aber an dieser Stelle mit Sicherheit eine Zelltheilung bemerkt hat, lässt sich aus diesen Worten nicht

Digitized by Google

erschließen, wie er auch nirgends in seiner Abhandlung auf diesen Punkt wieder zurückkommt.

P. Mayer spricht die Ansicht aus (l. c. p. 156), dass »eine und dieselbe Zelle bei ihrer Wanderung im Schlauche von hinten nach vorn verschiedene Functionen besorgen kann«, und dass »keine principielle Verschiedenheit zwischen beiden Zellarten besteht«, da »man in den Ballen der Fermentzellen ganz deutlich einzelne Tropfen Fett antrifft«. Es müssten also die Fermentzellen aus den Fettzellen hervorgehen. Dies kann aber nicht der Fall sein, da, wie oben gezeigt worden, die Fermentzellen aus besonderen Ersatzzellen entstehen, und auch aus einer Fermentzelle kann keine Fettzelle werden, da erstere bei der Secretion ihres Inhaltes zu Grunde gehen. Dagegen hat die Meinung P. Mayer's sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, dass die Epithelzellen der Drüse von hinten her, »durch Nachschub ersetzt werden«. In der That besteht das Epithel des Schlauchendes wie bei den Caprelliden, so auch bei den Decapoden aus kleinen isodiametrischen Zellchen, welche sich stark tingiren lassen und einen großen kugeligen Kern besitzen. Ferner enthalten sie ein grobkörniges Protoplasma, ganz ähnlich dem der jungen Fermentzellen. Sie haben demnach ganz die Eigenschaften jugendlicher wachsender Zellen und es ist daher wohl möglich, dass sie ein Keimepithel darstellen, welches durch fortwährende Theilungen Zellen bildet, die sich vorschieben und zu den reifen Zellen auswachsen. Wahrscheinlich entstehen nicht nur die Fermentzellen, sondern auch die Fettzellen aus ihnen; doch brauchen die letzteren bei Weitem nicht in demselben Maße ersetzt zu werden, wie die Fermentzellen, da sie bei der Secretion nicht wie diese zu Grunde gehen. Es ist mir jedoch auch hier bei den Decapoden eben so wenig wie P. Mayer bei den Caprellen gelungen, Theilungsformen irgend welcher Art aufzufinden; denn in den Kernen ließ sich nichts weiter, als ein schönes Netzwerk wahrnehmen. Vielleicht findet hier überhaupt gar nicht die indirecte Kerntheilung Flemming's statt, zumal das äußerste Ende des Drüsenschlauches ganz den Eindruck einer vielkernigen Protoplasmamasse macht.

B. Die physiologische Bedeutung der Mitteldarmdrüse der Decapoden.

Die Bildung des Drüsensecretes. Wie schon oben angedeutet worden, gehen die Fermentzellen beim Freiwerden ihres Inhalts zu Grunde. Dies geschieht in der Weise, dass sich die ganze Zelle loslöst und in das Drüsenlumen gelangt. Sie besteht in diesem Zustande nur

Digitized by Google

noch aus der großen Fermentblase, dem ganz schmalen Kern und höchstens noch aus einer Spur Protoplasma. Man kann sich von diesen Vorgängen an den aufgeklebten mikroskopischen Schnitten überzeugen, wo man im Lumen häufig derartige frei gewordene Zellen findet, an denen der Kern nur noch als ganz schmales, halbmondförmiges Gebilde zu erkennen ist. Noch ehe die Blase in den Darm gelangt, geht dieser Kernrest ganz verloren, und diese allein bleibt noch übrig. Das Drüsenlumen und die Ausführungsgänge sind mit einer meist braunen Flüssigkeit erfüllt, in welcher die mit den braunen Granulis gefüllten Blasen schwimmen. Die Flüssigkeit und besonders ihre braune Farbe rühren zum Theil ohne Zweifel von diesen Blasen her, indem deren Inhalt schon innerhalb der Drüse gelöst wird. Die meisten derselben gelangen jedoch unversehrt und unverändert in den Magen und theilweise auch in den Enddarm, denn sowohl dort wie hier sind sie unter normalen Verhältnissen stets zu finden. Schon im Magen und noch weiter im Darme verändern sie nun allmählich ihr Aussehen: der braune körnige Inhalt verschwindet nach und nach und die Blase selbst collabirt, so dass ihre Membran jetzt deutlich sichtbar wird. Im letzten Theile des Enddarms sind sie schließlich ihres Inhalts gänzlich beraubt und völlig entfärbt. Es scheint sogar noch die Membran aufgelöst zu werden, da häufig im Kothe nichts davon zu sehen ist, während sie im Enddarm noch nachweisbar ist. Wie oben[1] gezeigt worden, sind die braunen Granula in dünnen Säuren, Alkalien, Kochsalzlösung und sogar in Wasser leicht löslich, es ist daher leicht erklärlich, dass sie durch die Flüssigkeit, welche sich im Darmcanal findet, gelöst und extrahirt werden.

Der Vorgang, wie er eben geschildert worden, findet jedoch nur unter ganz normalen Verhältnissen statt und ist daher eigentlich nur als Schema zu betrachten, da sich häufig mehr oder weniger erhebliche Abweichungen davon zeigen. Wenn nämlich die Ernährung gestört und demnach die Verdauung unterbrochen ist, so werden zunächst noch die gleichen Blasen in der Drüse secernirt; sie erfahren aber beim Passiren des Darmtractus eine geringe oder unter Umständen auch gar keine Veränderung und lassen sich sowohl im Enddarm wie im Kothe in Menge nachweisen. Bei fortgesetztem Fasten scheinen weniger Fermentzellen frei zu werden, und ist der Inhalt der Blasen von vorn herein ein farbloser, wie schon früher erwähnt. Sie finden sich daher auch in demselben Zustande im Darm und im Kothe wieder, während sie normalerweise in letzterem fehlen.

---

[1] S. p. 74.

Digitized by Google

Die hierauf bezüglichen Beobachtungen machte ich bei *Maja*, *Dromia*, *Carcinus* und *Portunus*. Bei einer *Maja*, welche einige Zeit lang gehungert hatte, war die Färbung der Drüse überhaupt und auch die der Fermentzellen eine blasse; im Koth fanden sich ganz farblose Blasen, welche stark zusammengefallen waren. Bei mehreren normalen Dromien enthielt der Enddarm noch braune Blasen; im Kothe waren nur wenige derselben sichtbar, und diese waren ganz blass. Ähnlich verhielt es sich bei mehreren frisch gefangenen Exemplaren von *Carcinus* und *Portunus*.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den fetthaltigen Zellen. Wie P. Mayer bei den Caprelliden gefunden hat, wird das Fett aus den Zellen in Tropfenform abgeschieden und nimmt im Drüsenlumen die Färbung der übrigen Flüssigkeit an. Wegen der Undurchsichtigkeit der Gewebe konnte ich den ersteren Vorgang bei den Decapoden nicht beobachten; das Übrige aber kann ich bestätigen. Mehrere Fetttropfen fließen öfters zusammen, andere aber scheinen in der Drüsenflüssigkeit gelöst zu werden, da häufig Fetttropfen wahrzunehmen sind, welche sich in ihrem Aussehen verändert zeigen, indem sich in ihnen vacuolenartige Hohlräume bilden und indem ihre Form eine unregelmäßige wird. Immerhin gelangt ein großer Theil derselben in den Magen und in den Enddarm, wo sie wahrscheinlich gelöst oder sonst wie chemisch verändert werden, so dass sie verschwinden, denn im letzten Stück des Darmes und im Kothe sind nur wenig oder gar keine Fetttropfen wahrzunehmen.

Es wird demnach das Secret der Mitteldarmdrüse in erster Linie von dem Inhalte der Fermentblasen geliefert und weiterhin enthält es noch Fett oder Stoffe, welche von diesem herrühren. Ob es noch andere Bestandtheile enthalte, ist nicht nachweisbar und auch nicht wahrscheinlich, und es käme nur noch der Ballen jener kleinen Kügelchen in Betracht, welcher sich vielfach in den Fettzellen findet. Dass derselbe ein zu secernirendes Product dieser Zellen ist, ist schon desshalb nicht unmöglich, weil er stets im oberen Theile der Zelle liegt. Aber da seine natürliche Beschaffenheit noch unbekannt ist, so lässt sich vor der Hand über seine Bedeutung nichts Bestimmtes sagen.

Die Function der Mitteldarmdrüse. Während man früher die Mitteldarmdrüse einfach mit »Leber« bezeichnete, ohne damit immer ausdrücken zu wollen, dass sie nun auch wirklich die Bedeutung oder Function dieses Organs besitze, so ist dieselbe von M. Weber mit dem Namen eines »Hepatopancreas« belegt worden, indem er ihr sowohl die Function einer Verdauungsdrüse, wie auch die einer echten

Digitized by Google

Leber zuschrieb. Die erstere Eigenschaft, aber nur diese, war ihr schon von HOPPE-SEYLER[1] beigelegt worden, nach dessen, so wie nach KRUKENBERG's[2] und schließlich nach WEBER's Untersuchungen das Secret der Drüse ähnlich dem des Pancreas der Wirbelthiere wirkt. Es enthält ein diastatisches, ein peptisches, ein tryptisches und nach HOPPE-SEYLER noch ein fettzersetzendes Enzym (s. WEBER l. c. p. 441). Die letzte Eigenschaft macht es erklärlich, dass die Fetttropfen, welche sich im Secret finden, von diesem selbst schon gelöst werden, wie oben erwähnt worden. Lässt man ferner das filtrirte Glycerinextract der Drüse, welches noch zahlreiche Fettkugeln enthält, mehrere Tage bis Wochen lang bei Abschluss der Luft stehen, so verschwindet das Fett nach und nach, und schließlich ist nichts mehr davon zu sehen.

Der starke Fettgehalt der Drüse und ihres Secrets muss etwas räthselhaft erscheinen, da man sich nicht gut vorstellen kann, welche Rolle dieses Fett bei der Verdauung spielen sollte. Es lässt sich sogar nachweisen, dass die Verdauung, wenigstens diejenige des Fibrins, ohne die Gegenwart desselben in ungestörter Weise vor sich geht. Zu diesem Zwecke extrahirte ich die Drüsen mehrerer Dromien kurze Zeit lang mit verdünntem Glycerin, filtrirte erst durch Leinwand und dann durch Filtrirpapier, so dass das Filtrat fast völlig frei von Fetttropfen war, wie der mikroskopische Befund lehrte. Dasselbe war dunkelbraun gefärbt, durchsichtig und klar, während das ursprüngliche Extract milchig und trübe aussah. Obgleich sich bei diesem Verfahren etwas Fett gelöst oder zersetzt haben mag, so ist doch der größte Theil desselben auf dem Filter zurückgeblieben. In dieses Drüsenextract, so wie in die gleiche Menge eines zweiten Extractes, welches genau auf dieselbe Weise hergestellt, aber nicht durch Papier filtrirt worden ist, wird je ein Stückchen Fibrin gelegt. Beide Fibrinstücke zerfallen bald in kleinere Stückchen und werden in beiden Extracten in demselben Zeitraum ganz gleichmäßig gelöst. Wurden beide Verdauungsflüssigkeiten etwas angesäuert oder beide alkalisch gemacht, so ergab sich ebenfalls das gleiche Resultat, nur dass in dem ersteren Falle die Wirkung eine langsamere war.

Anders steht es mit der zweiten Eigenschaft, welche WEBER der Mitteldarmdrüse beilegt. Es ist schon oben bei der Besprechung der Fettzellen dargelegt worden, dass man denselben den Namen »Leberzellen« nicht beilegen kann, da die mikrochemischen Reactionen dafür

[1] l. c. PFLÜGER's Archiv 1877. p. 393.

[2] Untersuchungen aus d. physiol. Institut in Heidelberg. Bd. II, 1.

Digitized by Google

keinen Anhalt bieten. Mit den Leberzellen vieler Wirbelthiere haben sie allerdings ihren Gehalt an Fett gemein; doch ist dieses durchaus kein integrirender und unentbehrlicher Bestandtheil derselben. Außerdem wird das Fett aus den Leberzellen nicht mit den Gallenbestandtheilen ausgeschieden und in den Darmcanal übergeführt, während es bei den fraglichen Zellen der Decapoden mit dem übrigen Secret der Drüse in den Darmtractus gelangt.

Einen besonderen Werth legt Weber darauf, dass der Farbstoff unserer Drüse an die Fettzellen gebunden sei, und dass man dieses Pigment mit den Gallenpigmenten »functionell gleichwerthig erachten« dürfte. Es ist nun aber von P. Mayer und oben bei der Besprechung des Drüsenepithels von mir dargelegt worden, dass der Farbstoff den Fermentzellen eigenthümlich ist, während der Inhalt der Fettzellen nur unter Umständen sich pigmentirt erweist. Man hätte daher weit eher Recht, erstere Zellen, die Fermentzellen, als Leberzellen anzusehen.

Nachdem bereits Hoppe-Seyler festgestellt hatte, dass »von Gallenbestandtheilen in der Verdauungsdrüse des Krebses nichts zu finden ist«, habe ich schon früher versucht, das Gleiche nachzuweisen[1]. Da der Stoffwechsel bei den Seekrebsen in dieser Hinsicht immerhin ein anderer sein könnte als beim Flusskrebs, so stellte ich noch einmal bei den ersteren Gallenproben an, ohne jedoch auch hier Gallenfarbstoffe und Gallenpigmente auffinden zu können. Zunächst wurden zu dem Zweck mehrere Drüsen mit Wasser extrahirt, das Extract, nachdem es bis zur Siedetemperatur erhitzt worden, filtrirt, und das Filtrat der Pettenkofer'schen Probe unterworfen. Diese ergab nicht die verlangte violette Färbung der Flüssigkeit. Eben so ließ die Gmelin'sche Probe, an einem auf dieselbe Weise hergestellten Filtrat angewendet, nicht die gewünschten Farbenringe entstehen, sondern nur eine schwachgrüne Grenzzone wurde im Reagenzglase sichtbar. Da diese Versuche als nicht völlig genügend erscheinen könnten, so wurde noch ein genauerer Weg eingeschlagen, um die etwa vorhandenen Gallensäuren aufzufinden. Nach der Angabe von Gorup-Besanez[2] wurden die Mitteldarmdrüsen von ca. 15 verschiedenen Decapoden mit absolutem Alkohol ausgezogen; das Extract wurde eingedampft und noch einmal mit absolutem Alkohol behandelt und filtrirt. Das wieder eingedampfte Filtrat wurde in Wasser gelöst, filtrirt und mit Bleiacetat und

[1] l. c. p. 307 ff.

[2] Anleit. z. qualit. u. quantit. zoochemischen Analyse. Braunschweig 1871.

Digitized by Google

Ammoniak gefällt. Hierauf löste ich den ausgewaschenen Niederschlag in heißem Alkohol und verdampfte die Lösung, nachdem sie mit Natriumcarbonatlösung versetzt war. Wurde der von Neuem in Alkohol gelöste Rückstand nun mit Äther versetzt, so entstand kein harziger Absatz, wie überhaupt kein Niederschlag, so dass die PETTENKOFER'sche Probe gar nicht erst zur Anwendung kommen konnte. Man muss hieraus den Schluss ziehen, dass weder Gallensäuren noch die bekannten gallensauren Natron- oder Kalisalze sich in der Mitteldarmdrüse der Decapoden vorfinden.

Nach der braunen Farbe des alkoholischen Extractes zu schließen, könnte in unserer Drüse Bilifuscin und allenfalls noch Biliprasin und Biliverdin enthalten sein. Ein solches Extract, aus einer größeren Anzahl von Drüsen bereitet, dampfte ich zunächst ein, wobei es ganz dunkelbraun wurde. Der Rückstand wurde zuerst mit Äther, dann mit Chloroform behandelt, wobei sich der größte Theil desselben in diesen Flüssigkeiten mit brauner Farbe löste. Der Rest wurde wieder in Alkohol abs. gelöst, eingedampft und mit verdünntem Ammoniak übergossen, welches sich schwach braun färbte. Setzte ich nun nach der Vorschrift Salzsäure hinzu, so entstand weder ein brauner, noch ein grüner flockiger Niederschlag; die Flüssigkeit blieb vielmehr ganz klar. Das Extract, und mithin die Mitteldarmdrüse enthält demnach keine Spur der gesuchten Gallenpigmente. Um schließlich noch auf Bilirubin zu prüfen, wurden mehrere Drüsen mit schwacher Ammoniaklösung, ein anderes Mal mit Sodalösung extrahirt und filtrirt. Das angesäuerte Filtrat schüttelte ich nun mit Chloroform, welches sich aber kaum merklich färbte. Beim Verdampfen desselben entstanden keine Krystalle von Bilirubin, so dass auch dieses Pigment hier nicht aufzufinden ist. Es ergiebt sich bei den marinen Decapoden demnach dasselbe Resultat, wie es schon bei dem Flusskrebs gefunden worden ist, und es existirt daher keine Berechtigung, die Mitteldarmdrüse der Decapoden als »Leber« oder mit WEBER als »Hepatopancreas« zu bezeichnen, da sich weder Gallensäuren noch Gallenfarbstoffe in ihr nachweisen lassen. Dabei ist es immerhin möglich, dass diese Drüse neben ihrer Eigenschaft als Verdauungsdrüse noch diejenige einer excretorischen haben könnte, da sie einen oder mehrere Farbstoffe producirt. Es ist aber noch keineswegs bewiesen, dass diese Stoffe wirklich aus dem Körper ausgeschieden werden. Nach meinen Beobachtungen scheint es mir vielmehr, dass dieselben zum Theil wenigstens wieder resorbirt werden, nachdem die Träger der Farbe, jene braunen Granula der Fermentblasen, gelöst sind. Ob der Koth diese Farbe aufgenommen hat,

Digitized by Google

habe ich nicht festgestellt; aber selbst wenn er sich eben so gefärbt erwiese, wie das Drüsensecret, so wäre damit noch immer nicht bestätigt, dass er den gesammten Farbstoff der Mitteldarmdrüse aufgenommen hätte und als Excret enthielte. Denn dass bei reichlichem Vorhandensein von Pigmenten ein Theil derselben auch in den Koth gelangen kann, und nicht resorbirt wird, darf nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass sich im Kothe z. B. der Menschen und anderer Thiere häufig resorbirbare Stoffe finden, ohne dass sie verdaut und resorbirt worden sind.

Es war nicht meine Absicht, eine genauere chemische Analyse der Mitteldarmdrüse und ihres Secretes vorzunehmen, und nur nebenbei wurde ich auf einige Körper aufmerksam, welche sich darin finden. Ließ ich unter dem Mikroskop zu dem Secret Ammoniak hinzutreten, so bildeten sich reichliche Mengen von Tripelphosphatkrystallen, welche sich durch ihre Form schon genügend charakterisirten. Dies weist also auf einen nicht geringen Gehalt an Phosphor und Magnesium hin. Durch einfaches Eintrocknen und Auskrystallisirenlassen kann man ferner Kochsalz in großer Quantität nachweisen. Auf gleiche Weise, wie oben beschrieben, entstanden bei Zusatz von Schwefelsäure zahlreiche Krystalle von schwefelsaurem Kalk, welche auf eine große Menge von gelösten Calciumsalzen hinweisen.

Von organischen Substanzen, welche sich in unserer Drüse finden, ist schon das Tyrosin genannt worden. Eben so kann man aus derselben reichlich mikroskopische Leucinkrystalle gewinnen, wenn man sie mit Alkohol auszieht und das Extract eindampft. Die Behandlung der Drüse mit absolutem Alkohol so wie mit Äther ergab ferner ein braungefärbtes Öl (aus den Fettzellen stammend), aus welchem sich noch ein talgartiges Fett abschied. Das Ätherextract lieferte ferner Cholesterinkrystalle, welche sich durch die Moleschott'sche Probe mit Schwefelsäure erkennen ließen.

II. Die Mitteldarmdrüse der Isopoden.

Während Weber die Amphipoden und Decapoden weniger eingehend behandelt hat, so hat er die sog. Leber der Isopoden in besonders sorgfältiger und umfassender Weise in Bezug auf ihre Histologie studirt. Da ihm jedoch nur Süßwasser- und Land-Isopoden zur Ver-

Digitized by Google

fügung standen, so suchte ich die dadurch entstandene Lücke auszufüllen, indem ich mein Hauptaugenmerk auf die Salzwasser-Isopoden wandte, während ich die ersteren fast gar nicht zum Vergleich mit heranziehen konnte.

Wie bei den übrigen von ihm untersuchten Crustaceen, so fand Weber auch bei den Isopoden zwei Arten von Zellen, von denen er die einen, sehr großen und mit Fettkugeln erfüllten, als Leberzellen deutete, während er die kleineren als Fermentzellen bezeichnete, weil sie, mit Osmiumsäure behandelt, schnell eine dunkle Färbung annahmen. Ist schon diese Deutung im Hinblick auf die Verhältnisse, wie wir sie bei den Decapoden angetroffen, als eine wenig stichhaltige anzusehen, so verliert sie noch mehr an Wahrscheinlichkeit durch den Umstand, dass bei den Seewasser-Isopoden in der Mitteldarmdrüse nur eine einzige Art von Secretzellen nachweisbar ist, wie im Folgenden gezeigt werden soll. Die Anzahl der Species, welche mir zur Untersuchung dienten, war eine nur geringe, und nur die gesperrt gedruckten sind genauer behandelt worden. Doch zeigten sich die Verhältnisse überall von großer Ähnlichkeit. Die Namen der Arten sind: *Cymothoa oestroides*, *Anilocra mediterranea*, *Cirolana hirtipes*, *Conilera cylindracea*, *Idotea tricuspidata* und *I. hectica*, *Gyge branchialis*, *Jone thoracica* und *Sphaeroma* sp.

Während bei den Decapoden in Betreff der Ernährung eine große Gleichmäßigkeit herrscht, in so fern nämlich, als sie alle Aasfresser sind, so macht sich bei den soeben aufgezählten Thieren der Unterschied bemerkbar, dass einige von ihnen, die Idoteen, Pflanzenfresser sind und dass die anderen thierischer Nahrung bedürfen. Von diesen lebt *Cirolana* von todten Fischen, *Cymothoa* und *Anilocra* fallen lebende Fische an und *Gyge* und *Jone* schmarotzen in der Kiemenhöhle von Garneelen. Dieser Unterschied in der Nahrung macht sich auch in gewisser Weise an den Epithelzellen der sog. Leber geltend.

In Betreff der bei den Isopoden von mir angewendeten Untersuchungsmethoden ist schon im ersten Theile erwähnt worden, dass sich für die Conservirung die Fixirung des Gewebes mit Pikrinschwefelsäure am zweckmäßigsten erwies; Überosmiumsäure war nur bei den Land-Isopoden (*Oniscus*) von Nutzen, wo sie auch Weber mit Erfolg benutzt hat. Die Untersuchung des Epithels im frischen Zustand war hier jedoch bedeutend schwieriger als bei den Decapoden, einerseits wegen der größeren Empfindlichkeit der Zellen, andererseits wegen ihrer beträchtlichen Größe, welche kaum das Zerzupfen mit der Nadel gestattete. Auch lösten sich die Zellen nur schwer von der Tunica propria los und

Digitized by Google

hatten einen so festen Zusammenhang unter einander, dass sie sich nur mit Mühe von einander trennen ließen. Die günstigsten Objecte in dieser Hinsicht scheinen *Anilocra* und *Idotea* zu sein.

Die Eigenschaften der Epithelzellen.

Größe und Form. Im Gegensatz zu WEBER's Angabe muss schon hier hervorgehoben werden, dass die sog. Leber der Isopoden nur eine Art von Epithelzellen führt, welche in zwei Gruppen zerfallen, in große, reife und in kleine, junge, zwischen denen sich zahlreiche Übergänge nachweisen lassen. Die ersteren erreichen eine auffallende Größe z. B. bei *Idotea*, wo manche von ihnen bis zu 0,2 mm anwachsen. Die kleineren haben einen Durchmesser von 0,05 mm bis herab zu 0,02, welche letzteren sich besonders am blind geschlossenen Ende des Schlauches finden. Noch größer sind die Zellen bei *Anilocra*, wo ihr Durchmesser 0,35 mm beträgt.

Im Zupfpräparat nehmen die Zellen zuweilen Kugelgestalt an (*Idotea*), indem sie sich völlig abrunden. Im mikroskopischen Schnitte erscheinen die reiferen derselben ebenfalls annähernd kugelig, während die meisten mehr kegel- oder sogar fingerförmig gestreckt sind. Die kleineren Zellen sitzen zwischen den großen, sind mehr oder weniger isodiametrisch und richten ihre Spitze nach oben, d. h. nach dem Drüsenlumen zu, während ihre Basis sich auf der Tunica propria ausbreitet. Im Schnitte sind sie in der Regel von dreieckiger Form. Diese Zellen erreichen oft gar nicht die Oberfläche des Epithels; die großen Zellen hingegen ragen wie Zotten weit in das Drüsenlumen hinein, wie dies WEBER schon dargestellt hat. Manche derselben bilden selbständig eine solche Zotte, andere wieder hängen zu zweien oder dreien zusammen, indem sie (im Schnitt) eine Längsseite gemeinschaftlich haben (s. Fig. 32, 33).

Wie schon gesagt, sind zwischen diesen großen Zellen die kleinen eingeschaltet. Viele Gebilde jedoch, welche im mikroskopischen Schnitt wie die letzteren aussehen und von WEBER auch zu diesen gerechnet sind, sind in Wahrheit nur Stücke von großen Zellen, welche sich mit ihrer Basis zwischen die benachbarten Zellen schieben und daher nur zu einem kleinen Theil von dem Schnitte getroffen sind. Diese Zellstücke enthalten daher oft gar keinen Kern, oder dieser selbst ist nur zum Theil getroffen und erscheint dadurch auffallend klein (s. Fig. 32 *b*). In der hierauf bezüglichen Zeichnung ist die Zelle *b* also nur als ein kleines Stück einer Zelle *a* zu betrachten.

Digitized by Google

Bestandtheile der Epithelzellen. Gerade wie bei den Decapoden sind auch bei den Isopoden die Epithelzellen der sog. Leber mit einem Härchensaume versehen. Dieser ist im Verhältnis zur Größe der Zellen ein sehr niedriger; seine absolute Höhe und seine Deutlichkeit ist aber die gleiche wie bei den Decapoden. Die Streifung war besonders gut zu erkennen bei *Idotea* und *Cymothoa*, bei welch' letzterer die Härchen sich häufig am oberen Ende von einander trennten und aus einander wichen. Im Allgemeinen jedoch ist dieser Saum sehr empfindlich gegen fremde Einflüsse, geht sehr leicht zu Grunde und bleibt daher bei der Conservirung nur mangelhaft erhalten. Im Gegensatz zu den Decapoden ist hier oft der größte Theil der Zelle mit einer Membran bedeckt, welche die ganze Oberfläche derselben überzieht und den Härchen als Basis dient. Der übrige nicht freie Theil der Zelle entbehrt einer solchen Membran völlig.

Der Inhalt der Epithelzellen ist ein verschiedener und zwar je nach ihrem Reifezustand und nach den verschiedenen Isopodenarten. Die reifen Zellen, von Weber »Leberzellen« genannt, enthalten zunächst überall Fetttropfen, deren Größe eine variable und nicht wie bei den Decapoden eine constante ist. Sie zeigen die gleichen Eigenschaften wie diejenigen der fetthaltigen Zellen der Decapoden, schwärzen sich schnell mit Überosmiumsäure, schrumpfen dabei so wie bei Behandlung mit Sublimat und lösen sich leicht in Fettlösungsmitteln. Wie P. Mayer (l. c. p. 152) fand, lösen sich die gleichen Gebilde bei den Caprelliden auch nach der Einwirkung von Osmiumsäure in Äther etc. auf. Dasselbe zeigt sich auch hier, nur ist ihre Löslichkeit in diesem Falle eine schwierigere, so dass sie in den Schnittpräparaten häufig noch sichtbar sind, während die von der Osmiumsäure nicht geschwärzten Kugeln schon aufgelöst sind.

In vielen Fällen sind diese Fetttröpfchen völlig farblos, und zwar fand ich es stets so bei *Anilocra*, *Idotea tricuspidata*, *Cirolana*, *Cymothoa*, *Conilera* und meist bei *Oniscus murarius*[1]. Nur bei den Schmarotzern *Jone* und *Gyge*, ferner bei *Idotea hectica* (Fig. 36) und *Sphaeroma* haben sie fast immer eine bestimmte Färbung, nämlich bei den ersten drei eine grünlich-gelbe, wie das Secret, bei der letzten eine bräunlich-gelbe. Doch ist die Intensität dieser Färbung häufigen Schwankungen unterworfen und es finden sich zuweilen Individuen, wo das Fett fast farblos erscheint.

[1] Bei einem Exemplar waren hingegen sämmtliche Fettkugeln goldgelb (s. Fig. 38).

Digitized by Google

Die zuletzt genannten Thiere enthalten außer diesen gefärbten Fettkugeln in den Epithelzellen noch zahlreiche Krystalle von der gleichen Farbe, deren Anzahl und Größe beträchtliche Verschiedenheiten aufweist und ebenfalls wie die Fermentkugeln der Decapoden vom jeweiligen Ernährungszustande abhängig zu sein scheint. Wenigstens fand ich bei Individuen, welche ich hungern ließ, keine oder nur spärliche Krystalle, während die Zellen frisch gefangener Idoteen davon strotzten. Ferner pflegen in jungen und kleinen Zellen diese Gebilde ebenfalls klein zu sein, während in den reifen und großen Zellen neben kleinen Krystallen auch größere sich finden, deren Länge oft den Durchmesser der Fettkugeln übersteigt. In allen Fällen ist ihre geometrische Gestalt die gleiche, nämlich die einer Doppelpyramide, welche dem tetragonalen System angehört und deren Mittelkantenwinkel constant 135° beträgt. Meist sind diese Krystalle vollkommen regelmäßig ausgebildet, zuweilen aber sind sie abgestumpft oder sie bilden Aggregate, wobei sie sternförmig angeordnet sind. Ihre Farbe ist, wie schon gesagt, die der Fetttropfen, doch ist sie nicht, wie bei diesen, in ihrer Intensität irgend welchen Schwankungen ausgesetzt.

Bei *Sphaeroma* sind die Krystallgebilde schon von Bellonci[1] erwähnt worden, eben so sind sie auch von Emery — nach dessen persönlicher Mittheilung — bei *Gyge* in der sog. Leber gesehen worden. Ihr Verhalten gegen Reagentien ist höchst charakteristisch und lässt sie als typische Krystalloide erscheinen. Sie werden von organischen und anorganischen Säuren schnell gelöst, wobei sie in Essigsäure z. B. quellen, und ähnlich verhalten sie sich gegen Alkalien. Gegen absoluten Alkohol sind sie sehr resistent, eben so gegen Wasser in der Kälte. Werden sie jedoch in Aqua destill. bis zu 60° C. erwärmt, so quellen sie stark auf, verlieren ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und runden sich an den Ecken ab. Fettlösungsmittel, wie Benzin und Äther, scheinen keine Einwirkung auf sie zu haben; mit Jod behandelt nehmen sie jedoch eine gelbbraune Farbe an; in den mikroskopischen Schnitten zeigen sie nach Hämatoxylinfärbung eine grauschwarze Farbe, während sie von Eosin fast gar nicht in ihrem Aussehen verändert werden.

Außer diesen Bestandtheilen enthalten die Zellen bei sämmtlichen Isopoden noch feine Granula, welche sich oft als gefärbt erweisen. So berichtete Huet[2] vor Kurzem, dass sie bei den von ihm untersuchten

[1] Ricerche istologiche sull' apparecchio digerente dello *Sphaeroma serratum*. Rend. Acc. Sc. Bologna 1881.

[2] L. Huet, Nouvelles recherches sur les Crustacés isopodes. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normale et pathologique. Paris 1883. No. 3.

Digitized by Google

Species braun sind, welche Farbe die ganze Zelle annimmt. Eine goldgelbe Farbe haben sie bei *Sphaeroma*, eine grünlichgelbe, den Krystalloiden und Fettkugeln entsprechende, bei *Idotea hectica* (Fig. 36) und eine bräunliche bei *Cymothoa*. Bei anderen Isopoden sind sie oft so schwach gefärbt, dass sich ihre Farbe nicht genau unter dem Mikroskop erkennen lässt, oder sie sind geradezu farblos. Überall sind jedoch diese staubartig feinen Granula vorhanden und erfüllen den größten Theil der Zellen gleichmäßig. Sie ähneln ganz denen, welche wir in den Fermentblasen der Decapoden gefunden haben und dürfen wohl als gleichwerthig mit diesen erachtet werden, zumal sie sich auch im Secret der Drüse nachweisen lassen und demnach von den Zellen wirklich secernirt werden.

Die reifen Secretzellen pflegen bei den Seewasser-Isopoden außer diesen Granulis, den Fetttropfen, den Krystalloiden, ferner außer dem Protoplasma und dem Kern weiter nichts zu enthalten. Von den unreifen Zellen bestehen die kleinsten nur aus Protoplasma und Kern, welch' letzterer im Verhältnis zur Zelle meist größer ist als in ersteren Zellen. Etwas größere Zellen enthalten dann oft schon einige Fettkügelchen und bei *Idotea hectica* etc. einige kleine Krystalloide. Ferner fangen auch die oben erwähnten kleinen Granula an aufzutreten.

Im Gegensatz hierzu fand Weber bei den Süßwasser- und Landasseln diese unreifen Zellen, welche er als die eigentlichen Fermentzellen ansieht, erfüllt von einer großen Menge von stark lichtbrechenden Körnchen, welche sich mit Osmiumsäure schnell und stark bräunten und sich mit Wasser oder Glycerin extrahiren ließen (l. c. p. 411 etc.). Aus diesen Gründen, im Besonderen wegen ihres Verhaltens gegen Osmiumsäure, hielt Weber diese Körnchen oder Granula eben für das Fermentsecret der Drüse. Diese Meinung muss jedoch schon einen großen Theil ihrer Berechtigung verlieren, nachdem bei den Decapoden gezeigt worden ist, dass die Osmiumsäurereaction durchaus keine für Fermentzellen charakteristische ist. Außerdem besitzen ja weder die großen noch die kleinen Drüsenzellen der Salzwasser-Isopoden irgend welche Körper, welche diesen Granulis identisch wären. Man müsste daher, wenn die Ansicht Weber's eine richtige wäre, hieraus den Schluss ziehen, dass die Mitteldarmdrüse der letzteren überhaupt nur aus Leberzellen bestände. In der That aber sind auch bei den Landasseln und wahrscheinlich auch bei denen des süßen Wassers die Verhältnisse etwas anders, als sie Weber beschrieben hat. Allerdings finden sich bei *Oniscus murarius* in allen kleinen Zellen die in Frage stehenden Körnchen. Dieselben färben sich jedoch bei Behandlung mit

Digitized by Google

Osmiumsäure weder so schnell noch so intensiv dunkel wie die Fetttröpfchen, auch sind sie, nach der Conservirung des Gewebes wenigstens, mit Wasser nicht extrahirbar, was doch eigentlich der Fall sein sollte. Gegen Alkohol, Äther etc. sind sie allerdings resistent; sie färben sich ferner nicht mit Carmin und Hämatoxylin. Durch Bismarckbraun werden sie jedoch sowohl im frischen wie im gehärteten Zustand schnell gebräunt. Wenngleich es nun richtig ist, dass die kleinen Zellen sämmtlich diese Granula aufweisen, so findet man doch bei *Oniscus* sowohl in Zupfpräparaten als auch noch augenscheinlicher in den Querschnitten zahlreiche große Zellen (»Leberzellen«), welche neben einigen Fettkugeln eine mehr oder minder große Menge der gleichen Granula enthalten, welche genau dieselben Eigenschaften besitzen, wie die der kleinen. Es sind dies eben Secretzellen, welche noch nicht ihre völlige Reife erlangt haben und daher noch mit einigen Granulis behaftet sind. In den Querschnitten lassen sich derartige Übergänge deutlich erkennen (s. Fig. 33); denn während die jungen Zellen noch mit diesen Körnchen dicht angefüllt sind, zeigen ältere Zellen nur sparsame Anhäufungen davon, namentlich in ihren Basaltheilen, indess sich im oberen Theile schon Fetttropfen bilden. In noch reiferen Zellen pflegen sie entweder ganz zu fehlen oder nur noch ganz vereinzelt zu kleinen Gruppen vereinigt vorzukommen (s. Fig. 38 *b*). Es ist demnach unzweifelhaft, dass die großen Zellen, die Fermentzellen, aus den kleinen hervorgehen und dass mithin kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden besteht. Wahrscheinlich ist, dass die stark lichtbrechenden Körnchen der kleineren Zellen sich beim Wachsthum derselben umwandeln und auf diese Weise verschwinden.

Das Protoplasma der großen sowohl wie auch der kleinen Zellen lässt, wie bei den Decapoden, ebenfalls eine Längsstreifung im oberen Zelltheile erkennen, welche sowohl in frischen Zupfpräparaten als auch in den Schnitten sichtbar ist, namentlich bei den Idoteen, wo sich diese Streifung in der Form ganz feiner paralleler Linien durch die ganze Länge der Zelle hindurch verfolgen (s. Fig. 32 *d*) ließ und nur dicht unter der Deckelmembran vermisst wurde. Nach der Härtung des Gewebes hingegen mit Sublimat war gerade hier diese Streifung ähnlich wie bei den Decapoden am schärfsten ausgeprägt, während der übrige Theil des Zellleibes wie von einem feinen Netzwerk durchflochten erschien (Fig. 32 *a*), in dessen größeren Maschen die Hohlräume der extrahirten Fettkugeln lagen. Eine noch gröbere, aber mehr verzweigte und wurzelartige Streifung ließ sich dagegen an der Basis der Zelle beobachten, besonders bei den Idoteen und *Oniscus* (Fig. 32 und 38), so

Digitized by Google

dass das Protoplasma wie zerfasert aussah. Alle diese Streifen, besonders die am oberen Zellende und die am Fuße sind mit Carmin, Hämatoxylin etc. stark tingirbar, während sich das übrige Protoplasma weniger intensiv färbt.

Der Zellkern ist entsprechend der Größe der Zellen gleichfalls auffallend groß; so hat er bei *Idotea* einen Durchmesser von 0,08 bis 0,1 mm, und bei *Anilocra* zieht er sich fast durch die ganze Zelle hindurch (Fig. 34). Wie WEBER angiebt, enthalten die Zellen oft zwei Kerne. Bei meinen Untersuchungsobjecten habe ich dies nie mit Sicherheit, weder im frischen noch im gehärteten Zustande, constatiren können. Nur bei *Anilocra*, wo der Kern meist lang gestreckt und gebogen ist, sah es aus, als ob sich zwei davon in der Zelle fänden; doch konnten dies auch zwei Stücke eines einzigen langgezogenen und krummen Kernes sein, dessen mittelster Theil im Schnitt nicht getroffen ist, so dass nur die beiden Enden sichtbar sind (Fig. 34 *a*).

Die Form des Kernes ist eine kugelige in den jungen Zellen, eine eben solche oder mehr elliptische in den reifen Zellen, und nur bei *Anilocra* ist sie, wie schon oben erwähnt, eine davon abweichende. Es pflegt sich hier jedoch der Kern beim Freiwerden der Zelle wie diese selbst abzurunden, so dass er in Zupfpräparaten kugelförmig erscheint.

Im frischen Zustand ist das Kerngerüst in der Regel ausgezeichnet gut zu erkennen; doch ist es sehr vergänglich und verschwindet schnell. Bei *Cirolana*, *Anilocra* und Anderen zeigt es eine ganz eigenthümliche Structur (Fig. 35, 37). Innen im Kern liegt zunächst ein stark lichtbrechendes Kernkörperchen, das oft noch ein oder zwei andere kleinere Gebilde einschließt. Dieser Nucleolus ist von einem Ballen umgeben, welcher das typische Netzwerk mit zahlreichen Knoten zeigt. Dann folgt nach außen ein mehr oder minder breiter Mantel, welcher von radiär verlaufenden sehr feinen Fädchen durchzogen ist, welche sich nach der Peripherie zu unter spitzem Winkel verzweigen und von kleinen punktartigen Knötchen durchsetzt sind. Beim Conserviren geht diese Structur meist verloren und der ganze Kern erscheint einfach grobkörnig und allenfalls noch von feinen Fädchen durchsetzt (Fig. 34).

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass es mir auch bei den Isopoden eben so wenig wie bei den Decapoden gelungen ist, die Spuren einer Zell- oder Kerntheilung aufzufinden. Es ist aber wahrscheinlich, dass auch hier das Zellwachsthum wie bei den letzteren vor sich geht, indem sich die Zellen allmählich vom hinteren Drüsenende nach vorn vorschieben. Das Ende des Drüsenschlauches besitzt zahlreiche isodiame-

Digitized by Google

trische Zellchen, deren großer Kern ein deutliches Netzwerk, nie aber Theilungsfiguren erkennen ließ.

III. Die Mitteldarmdrüse der Amphipoden.

Während sich innerhalb jeder der bisher besprochenen Crustaceengruppen im morphologischen und histologischen Bau der Mitteldarmdrüse eine auffallend große Übereinstimmung zeigt, indem sämmtliche Decapoden zahlreiche Drüsenschläuche mit zwei verschiedenen Arten von Epithelzellen und sämmtliche Isopoden nur wenige Drüsenschläuche mit nur einer Epithelzellenart besitzen, so ist schon bei den Amphipoden morphologisch ein großer Unterschied wahrzunehmen, welcher uns zwingt, sie in zwei Gruppen zu sondern, von denen die eine die Crevettinen und Caprelliden umfasst, während die andere aus den Phronimiden besteht. Die erstere hat nämlich das Eigenthümliche, dass die Drüse wie bei den Asseln von einer geringen Anzahl von Schläuchen gebildet wird, deren histologischer Bau mit dem der Decapodenleber eine große Ähnlichkeit besitzt. Die Phronimiden hingegen stehen desswegen ganz abseits, weil ihnen eine Mitteldarmdrüse völlig fehlt[1].

1. Die Crevettinen.

In Betreff der Drüsenzellen hat Weber schon bei den Süßwasseramphipoden anerkannt, dass »deren Wesen der Hauptsache nach übereinstimmt« mit denen der Decapoden, nur fand er bei jenen, den Gammariden, noch eine dritte Zellart, die Reservezellen, welche in bandförmiger Anordnung mit den Secretzellen abwechselnd gelagert sind.

In der That ist auch bei den Gammariden des Seewassers, von denen ich *Nicaea Nilsonii* und *Gammarus locusta* untersuchte, eine solche Übereinstimmung unverkennbar. Die eine Zellenart, von Weber als »Leberzellen« gedeutet, gleicht den fetthaltigen Zellen der Decapoden in jeder Hinsicht. Auch über die Farbe des Fettes gilt dasselbe, was von diesen Thieren schon gesagt worden ist, denn oft sind die Fettkugeln völlig farblos, oft von gelbbraunem Aussehen, welche beiden Zustände sich häufig bei einem und demselben Individuum beobachten lassen z. B. bei *Nicaea*.

Von den anderen Zellen, den Fermentzellen, sei hervorgehoben,

---

[1] Vgl. C. Claus, Der Organismus der Phronimiden. Wien 1879. p. 29 etc.

Digitized by Google

dass sie nicht, wie Weber will, eine helle Secretkugel enthalten, sondern genau wie bei den Decapoden eine Secretblase mit braunem Inhalte führen. Die Größe dieser Zellen ist im Allgemeinen etwas kleiner als die bei den Decapoden, sonst lässt sich ein wesentlicher Unterschied nicht wahrnehmen.

Was die dritte Zellart, die Reservezellen, angeht, so scheinen es junge Fettzellen zu sein, denn sie enthalten meist einzelne kleine Kügelchen, welche sich eben so wie die der fetthaltigen Zellen verhalten. Über die Bildung und Entstehung der Fermentzellen gilt dasselbe, was schon bei den Decapoden gesagt worden ist. Eben so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass die physiologische Bedeutung dieser Drüse mit derjenigen der Decapoden in jedem Punkte übereinstimmt.

2. Die Caprelliden.

Über die sog. Leber der Caprelliden hat P. Mayer in seiner mehrfach citirten Monographie schon Ausführliches mitgetheilt, und es bleiben nur noch wenige Punkte zu erwähnen, welche sich am kürzesten in dem Satze zusammenfassen lassen, dass das Drüsenepithel, aus zweierlei Secretzellen zusammengesetzt, ganz dem der Decapoden und Gammariden ähnelt. Zwar scheint P. Mayer zunächst nicht den oft erwähnten Zellsaum beobachtet zu haben. Derselbe ist jedoch auch hier vorhanden, wenn er auch wegen seiner Zartheit und Vergänglichkeit nur schwer sichtbar zu machen ist. Unter günstigen Umständen lässt er jedoch seine Streifung deutlich erkennen. Ferner ist in Betreff des Inhaltes der Fettzellen zu erwähnen, dass sich hin und wieder in den Zellen Fettkugeln finden, welche eine, wenn auch schwache, bräunlich-grüne Farbe besitzen. Im Allgemeinen scheint dies jedoch seltener vorzukommen, als bei den Decapoden. Auch eine Längsstreifung, namentlich im oberen Theile der Zellen, ließ sich hier wahrnehmen.

Von den Fermentzellen ist noch zu bemerken, dass die Blase meist mit einem mehr homogenen und schwach gefärbten Inhalte versehen ist. Auch die vacuolenartigen schwach lichtbrechenden Kügelchen im oberen Zelltheile sind hier vorhanden und oft sind sie in reichlicher Menge sichtbar.

3. Die Phronimiden.

Nach den Untersuchungen von Claus (l. c.) entbehren die Phronimiden einer besonders ausgebildeten Mitteldarmdrüse (»Leber«), wenngleich mehrere Aussackungen des »Magendarms« morphologisch als

Digitized by Google

Leberschläuche zu betrachten seien, welche jedoch dasselbe Epithel wie der Mitteldarm besitzen. CLAUS fand hier »hohe Cylinderzellen mit feinkörnigem Protoplasma«, worin »eine größere oder auch mehrere kleine Vacuolen eingelagert sind« (l. c. p. 30). Ferner erkannte dieser Autor, dass jede Zelle einen »feinstreifigen Saum trägt«, woraus er den Schluss zog, dass dieser Darmabschnitt ein nur resorbirender sei.

Auch hier nehmen in den Zupfpräparaten die Zellen oft Kugelgestalt an (Fig. 43), während sie in natura cylindrisch sind (Fig. 41, 42, 44). Im Flächenbild stellen sie sich als fünf- oder sechseckige Polyeder dar (Fig. 39, 40, 45). Ihre Höhe ist jedoch großen Schwankungen unterworfen; so sind sie bei den Embryonen, wo sie im lebenden Thiere deutlich zu erkennen sind, sehr niedrig (Fig. 47), also mehr cubisch, während sie bei erwachsenen Thieren oft äußerst lang gestreckt und schmal sind.

Der Saum dieser Zellen ist demjenigen der Drüsenzellen bei den übrigen Crustaceen ganz gleichwerthig; nur sind die Härchen bei den Phronimiden bedeutend länger. Sie lassen sich aber kaum irgend wo anders so deutlich erkennen wie hier, und namentlich an freischwimmenden Zellen ist der Zerfall des Saumes in seine Bestandtheile gut sichtbar (Fig. 43). Die Härchen scheinen überhaupt das Bestreben zu haben, an ihrem freien Ende aus einander zu weichen, etwa wie die Haare eines Pinsels. Da die Zellen des Epithels nun eng gedrängt stehen, so werden die Härchen am Rande der Zellen am Auseinanderweichen verhindert oder diejenigen der einen Zelle schieben sich zwischen die der anderen, so dass sie also an den Zellgrenzen bedeutend dichter zu stehen scheinen (s. Fig. 42, 47). Hat man die Zellen in seitlicher Ansicht wie in den Querschnitten, so sieht es fast so aus, als ob sich über jeder Zellgrenze ein dreieckiger Keil erhebt, dessen Spitze nach unten gerichtet ist.

Da der Härchensaum bei den Phronimiden schon wegen seiner Größe und Höhe ein sehr günstiges Object ist, so ließ sich hier sein Verhalten gegen Reagentien etc. am besten beobachten.

In conc. Salzsäure hielten sich die Härchen kurze Zeit unverändert, dann lösten sie sich langsam. Etwas schneller geschah dieser Vorgang in verdünnter Salzsäure, wobei die Membran unterhalb des Saumes jedoch noch erhalten blieb. Auch bei Einwirkung von Salpetersäure blieb der Saum noch kurze Zeit unversehrt, dann wurde er von außen her angefressen, so dass er unregelmäßig zackig erschien. Nach etwa $^1/_2$ Stunde waren die Härchen verschwunden. Bei Anwendung von Chromsäure (1 %) wird der Saum homogen und gleichfalls etwas ange-

Digitized by Google

fressen, bis er in ca. einer Stunde völlig aufgelöst ist. Osmiumsäure bewirkt nur bei längerer Einwirkung eine geringe Schwärzung des Saumes, wobei zuerst die einzelnen Härchen scharf hervortreten, dann aber wieder undeutlich werden. In der Pikrinschwefelsäure KLEINENBERG's wird er homogen und verschwindet bald; nur die Zellmembran bleibt übrig und zeigt eine feine Längsstreifung, als wenn sie von Poren durchbohrt wäre (s. Fig. 44).

Werden die Zellen der Einwirkung von Alkalien ausgesetzt, so löst sich der Saum eben so wie die Zellen schnell auf.

Bei Zusatz von sehr schwacher Kochsalzlösung (3/4 %) wird der Härchensaum bald homogen, während er gegen eine starke Lösung (10 %) widerstandsfähig zu sein scheint. Am besten hält er sich jedoch in halbverdünntem Seewasser. Interessant ist das Resultat bei Behandlung mit concentrirter wässeriger Sublimatlösung, indem der Saum hierbei eigenthümlich blasig wurde und aufquoll (s. Fig. 41). In 70 %igem Alkohol hingegen wurden die einzelnen Härchen allmählich undeutlich und wurden vom Rande her etwas angefressen. Dann nahm der ganze Saum ein feinkörniges Ansehen an und verschwand nach längerer Zeit. Dasselbe fand bei Anwendung von alkoholischer Sublimatlösung, von Alkohol abs. und von Kali bichromat. (5 %) statt.

Der Zellinhalt. Das Secret der Zellen besteht zunächst aus Fett. Es enthält jede Zelle in der Regel einen, seltener auch 2 Tropfen, welche stets oben in der Zelle dicht unter der Oberfläche liegen und von CLAUS fälschlich als »Vacuolen« bezeichnet sind. Sie besitzen ganz ähnliche Eigenschaften, wie die oben besprochenen Fettkugeln der übrigen Crustaceen. Nur sind sie niemals gefärbt. Eine Schrumpfung ließ sich besonders gut bei Anwendung von Essigsäure beobachten. Wurde aber die Essigsäure durch destillirtes Wasser ersetzt, so rundeten sich die eckig gewordenen Tropfen wieder zu Kugeln ab, um dann sofort wieder zu schrumpfen, sobald sie mit Essigsäure in Berührung kamen.

Diese Fetttropfen finden sich nicht constant in allen Zellen und auch nicht immer in allen Individuen (s. Fig. 42), sind jedoch schon bei Embryonen deutlich zu erkennen (s. Fig. 47).

Analog den fetthaltigen Zellen der Drüsen bei den Decapoden enthalten die Epithelzellen der Phronimiden ein Klümpchen von kleinen stark lichtbrechenden Kügelchen oder Granulis. Auch hier ist dieses Gebilde im Leben selten schon wahrzunehmen, wird aber bei Sublimatzusatz wahrscheinlich als Gerinnungsproduct gut sichtbar (Fig. 41) und nimmt eine schwach gelblichbraune Färbung an. Dieser Klumpen fehlt

Digitized by Google

oft ganz, oft ist er sehr klein, zuweilen aber größer als der Fetttropfen oder der Kern. Im Übrigen hat er dieselben Eigenschaften wie der gleiche Klumpen in den Zellen der oben genannten Crustaceen; so ist er im Besonderen resistent gegen Fettlösungsmittel und färbt sich nur wenig mit Carmin, Hämatoxylin etc.

Der übrige Zellinhalt hat meist ein fein granulirtes Aussehen und ist stets ungefärbt. In einem Falle nur — das Thier hatte einige Zeit lang gehungert — waren die Zellen angefüllt mit kleinen und zahlreichen vacuolenartigen Kügelchen von schwacher Lichtbrechungskraft, während der Fetttropfen fehlte (s. Fig. 42). Im lebenden Zustand der Zellen lässt sich eine Streifung oder dgl. im Protoplasma nicht erkennen. Nach der Fixirung des Gewebes mit Sublimat sieht man jedoch unzählige feine Streifchen der Länge nach die Zellen durchziehen, ähnlich wie es in den fetthaltigen Zellen bei den Decapoden der Fall war.

Der Zellkern. Die Gestalt des Kernes ist meist eine kugelige oder eiförmige. Bei Contraction der Darmwand aber, wo die Zellen stark zusammengepresst werden, nimmt er eine langgestreckte birnförmige Gestalt an, wobei das spitze Ende nach unten gerichtet ist.

Schon im frischen Zustand der Zelle ist das Kerngerüst gut zu erkennen; meist sind ein oder zwei Kernkörperchen vorhanden, welche stark lichtbrechend (Fig. 46 *a* und *b*) und etwas eckig sind. Die Deutlichkeit dieses Gerüstes geht beim Conserviren meist verloren.

Während sich in dem Epithel der Mitteldarmdrüse der übrigen Crustaceen keine Theilungsbilder nachweisen ließen, so waren solche an einem Präparat, welches mir Herr Dr. P. Mayer freundlichst zur Verfügung stellte, deutlich zu erkennen (s. Fig. 39). Das Präparat zeigt die Fläche des Epithels. Die meisten Zellen enthalten gewöhnliche Kerne und zwar deren nur einen. In anderen lassen die Kerne zwei parallele Platten erkennen, welche unzweifelhaft auf eine Theilung hinweisen und ganz den Figuren gleichen, welche sich im Mitteldarm der Insecten beobachten ließen[1]. Nur sind bei den Phronimiden nicht wie dort eigentliche Mutterzellen vorhanden, sondern die Epithelzellen selbst theilen sich und zwar stets in seitlicher Richtung. Es finden sich daher auch im Präparate Zellen, welche zwei Kerne neben einander gelagert zeigen (Fig. 39, 40), so dass man hieraus den Schluss ziehen kann, dass nach erfolgter Kerntheilung eine Längsspaltung der Zellen stattfindet.

[1] Vgl. Berliner Entomolog. Zeitschrift 1882 p. 285.

Digitized by Google

Schluss.

Fassen wir zum Schluss die Resultate zusammen, welche wir über den Bau und die Bedeutung der Mitteldarmdrüse der Crustaceen gewonnen haben, und vergleichen wir dieselben mit einander, so ergeben sich eine Reihe von Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen bei den verschiedenen Gruppen.

Bei allen Crustaceen enthält das Secret dieser Drüse zunächst Fett in Gestalt von ungefärbten oder gefärbten Tröpfchen, welche entweder in besonderen Zellen wie bei den Decapoden, Gammariden und Caprelliden, oder in den gewöhnlichen Secretzellen, wie bei den Isopoden und Phronimiden, gebildet werden. Mit alleiniger Ausnahme der Isopoden enthalten diese Zellen ferner überall kleine kugelförmige Gebilde, welche zu einem Klümpchen vereinigt sind. Der Hauptbestandtheil des Secrets wird jedoch von meist sehr feinen und gefärbten Granulis gebildet, welche bei den Decapoden, Gammariden und Caprelliden in besonderen Zellen, den Fermentzellen, bei den Isopoden und Phronimiden jedoch zusammen mit dem Fett in einer Zellenart entwickelt werden. Auch der Bau der Zellen selbst zeigt eine große Übereinstimmung, denn bei allen Crustaceen tragen die Drüsenzellen einen Saum, welcher aus feinen Härchen zusammengesetzt ist und einem Membranstück aufsitzt, das wahrscheinlich überall mit Poren versehen ist, wie sie sich bei den Phronimiden nachweisen ließen. Ferner lässt das Zellprotoplasma überall eine parallelstreifige Anordnung erkennen, welche namentlich bei den Isopoden am schärfsten hervortritt.

In Betreff der Function dieser Drüse ist gezeigt worden, dass sie bei den Decapoden nicht neben der fermentsecernirenden noch eine gallebereitende sein kann. Da nun die übrigen Crustaceen, besonders die Gammariden und Caprelliden in histologischer Hinsicht eine so große Übereinstimmung mit den Decapoden aufweisen, so kann man dieses Resultat auch unbedingt auf dieselben übertragen. Dieser Schluss wird noch durch die Thatsache unterstützt, dass die Mitteldarmdrüse der Isopoden überhaupt nur eine einzige Epithelzellenart, die der Fermentzellen, führt und dass den Phronimiden eine morphologisch und histologisch besonders entwickelte Mitteldarmdrüse, eine Leber, völlig fehlt. Es bleibt demnach nur der Schluss gerechtfertigt, dass die Mitteldarmdrüse die Function einer Verdauungsdrüse besitzt, welche in ihrer Wirkung mit dem Pancreas der Wirbelthiere eine große Ähnlichkeit zeigt.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4.

Die Fig. 1 bis 31 stellen Epithelzellen der Mitteldarmdrüse der Decapoden dar.

Fig. 1 bis 18 fetthaltige Zellen.

Fig. 1. Fetthaltige Zelle von *Maja squinado* im Querschnitt, nach Behandlung mit Sublimat-Alkohol. *F* = Hohlräume der Fettkugeln. *K* = Kern; *H* = Klümpchen kleiner Kügelchen im oberen Zelltheile.

Fig. 2. Eben solche Zelle von *M. verrucosa* mit wenigen Fettkugeln und mit feiner Längsstreifung.

Fig. 3. Eben solche Zelle von *M. verrucosa* im frischen Zustand. F_1 = gefärbter Fetttropfen.

Fig. 4. Fetthaltige Zelle von *Dromia vulgaris*, frisch, mit zahlreichen kleinen ungefärbten Fettkügelchen.

Fig. 5. Eben solche Zelle von *Lysmata seticaudata* mit einem großen ungefärbten Fetttropfen.

Fig. 6. Die gleiche Zelle von *Squilla mantis* mit zwei Kugeln; das Protoplasma zeigt ein großmaschiges Netzwerk.

Fig. 7. Fetthaltige Zelle von *Crangon vulgaris*, frisch, F_1 = gefärbter Fetttropfen, *H* = Klümpchen kleiner Kügelchen, welche durch Sublimatbehandlung sichtbar gemacht sind.

Fig. 8 und 9. Eben solche Zellen von *C. cataphractus*. Die braunen Fettkügelchen in besonderer Umhüllung.

Fig. 10. Flächenbild des Drüsenepithels. *F* = fetthaltige Zellen, *S* = Fermentzellen.

Fig. 11. Flächenbild der fetthaltigen Zellen nach Behandlung mit Sublimat. Die Fettkugeln sind geschrumpft.

Fig. 12. Fetthaltige Zelle von *Maja verrucosa*. Der Klumpen *H* ist schon im frischen Zustande sichtbar.

Fig. 13—15. Fetthaltige Zellen von *Lysmata seticaudata* nach Behandlung mit Sublimat. Fig. 13 und 14 zeigen eine radiäre Streifung.

Fig. 16. Fetthaltige Zelle eines *Scyllarus* mit Häufchen von grünen Kügelchen *H*.

Fig. 17. Eben solche Zelle von *Carcinus maenas* mit großen goldgelb gefärbten Fettkugeln.

Fig. 18. Eben solche Zelle von *Crangon vulgaris* mit Längsstreifung nach Behandlung des Zupfpräparates mit Sublimat.

Fig. 19. Fetttropfen nach Einwirkung von conc. Schwefelsäure.

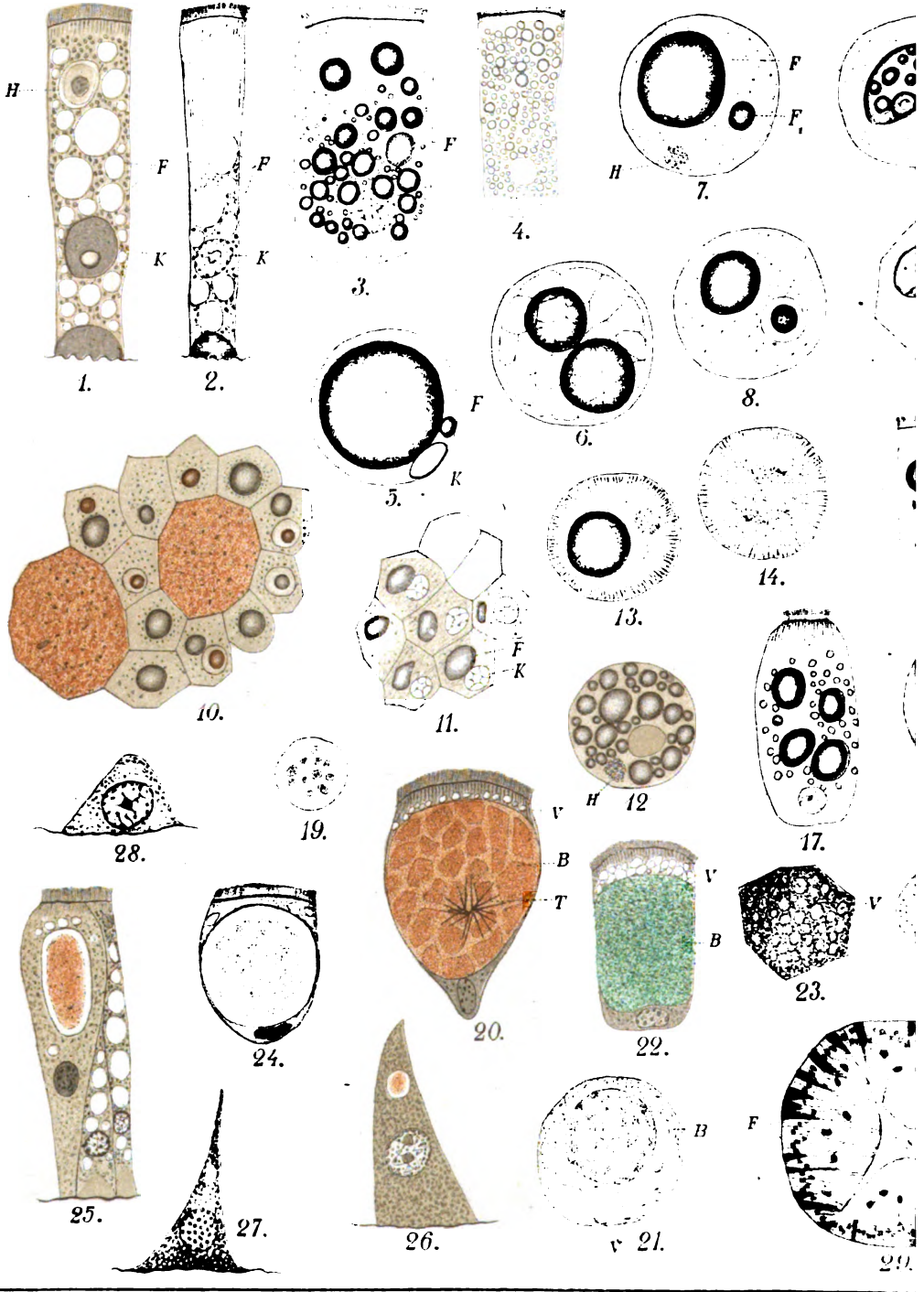
Die Fig. 20 bis 28 stellen Fermentzellen dar.

Fig. 20. Eine fast reife Fermentzelle von *Maja*, frisch. *B* = Fermentblase mit Klumpen von braunen Granulis. *T* = Aggregat von Tyrosinkrystallnadeln. *V* = vacuolenartige Kügelchen im oberen Theil der Zelle.

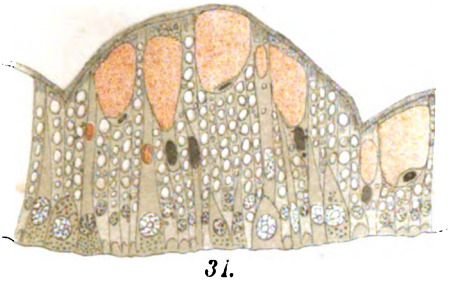
Fig. 21. Jüngere Fermentzelle von *Palinurus*, frisch; die vacuolenartigen Kügelchen sind gelb gefärbt.

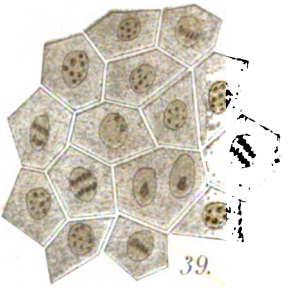
Digitized by Google

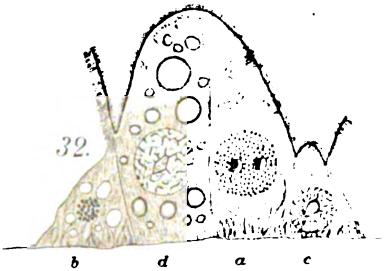
Digitized by Google



Digitized by Google

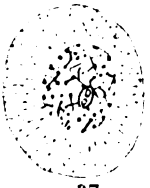

31.


39.

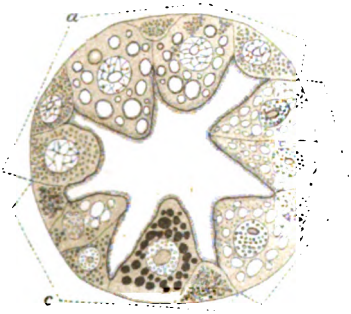


35.

36.


37.

42



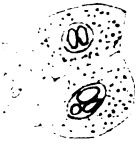
33.

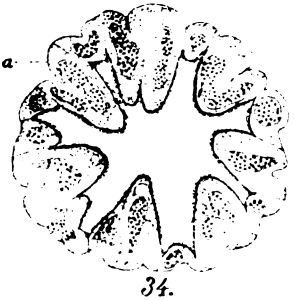
41.

40.

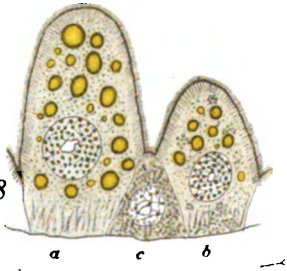
46.

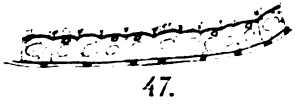
46.


30.



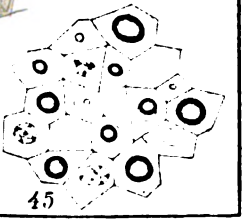
34.




47.

43.

44


45

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 22. Fermentzelle eines *Scyllarus* mit grünem Inhalt.
Fig. 23. Dieselbe Zelle von oben gesehen.
Fig. 24. Reife Fermentzelle im Querschnitt, conservirt. Der Kern ist ganz abgeplattet.
Fig. 25. Jüngere Fermentzelle im Querschnitt; der Kern hat schon sein Gerüst verloren.
Fig. 26—28. Junge, sich entwickelnde Fermentzellen.
Fig. 29. Querschnitt durch das hintere Ende eines Drüsenschlauchs von *Dromia*. *S* = Secretzellen, *E* = Ersatzzellen, *F* = Fettzellen.
Fig. 30. Junge isodiametrische Zellen vom äußersten Ende des Drüsenschlauches, frisch. Kern mit mehreren Nucleolis.
Fig. 31. Wie Fig. 29, nur in größerem Maßstabe.

Fig. 32 bis 38 incl. Epithelzellen der Mitteldarmdrüse der Isopoden.

Fig. 32. Querschnitt durch den Drüsenschlauch von *Idotea tricuspidata*, halbschematisch. *a*, *b*, *c* Zellen im conservirten, *d* eine im frischen Zustand. *a*, *b* und *d* reife Zellen, in *b* nur zum Theil getroffen, *c* junge Zelle. Sublimatbehandlung.
Fig. 33. Querschnitt durch den Drüsenschlauch von *Oniscus murarius*, halbschematisch. Bei *a* Zellen im frischen Zustand, bei *b* nach Härtung mit Pikrinschwefelsäure, bei *c* nach Härtung mit Osmiumsäure.
Fig. 34. Querschnitt eines Drüsenschlauches von *Anilocra* nach Behandlung mit Pikrinschwefelsäure.
Fig. 35. Reife Epithelzelle von *Cymothoa* mit braunen Granulis erfüllt, frisch.
Fig. 36. Eben solche Zelle von *Idotea hectica*, mit gelbgrünen Fettkugeln, Krystalloiden und feinen Granulis, frisch.
Fig. 37. Zellkern von *Cirolana hirtipes*.
Fig. 38. Halbschematischer Querschnitt eines Drüsenschlauches von *Oniscus murarius*. *a* reife Epithelzelle mit goldgelben Fettkugeln; *b* jüngere halbreife Zelle mit eben solchen Kugeln und farblosen stark lichtbrechenden Körnchen. *c* Junge Zelle, dicht mit solchen Körnchen erfüllt.

Die Fig. 39 bis 47 stellen Epithelzellen aus dem Mitteldarm von *Phronima* dar.

Fig. 39. Flächenansicht des Epithels. Einige Kerne mit Theilungsfiguren.
Fig. 40. Eine Epithelzelle mit 2 Kernen.
Fig. 41. Frische Zellen nach Behandlung mit Sublimat.
Fig. 42. Eben solche Zellen mit blasigem Inhalt.
Fig. 43. Freie Epithelzelle, frisch. Die Härchen des Saumes sind am oberen Ende aus einander gespreizt.
Fig. 44. Epithelzelle nach Behandlung mit Pikrinschwefelsäure. Die Deckelmembran zeigt feine Poren.
Fig. 45. Flächenansicht des Epithels im frischen Zustande.
Fig. 46. Zellkerne mit Kerngerüst.
Fig. 47. Seitliche Ansicht des Epithels eines lebenden Embryo von *Phronima*.

Digitized by Google

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 5—11.

IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier.

Einleitung.

Es ist nicht zufällig gewesen, dass die Reihe der Untersuchungen, deren Veröffentlichung ich unter dem obigen Titel begonnen habe, mit der Erörterung derjenigen Probleme anhub, welche den Mund und die Hypophysis betreffen. Die Frage nach der Natur des Mundes ist der Angelpunkt, um den sich das ganze morphogenetische Problem des Wirbelthierkörpers dreht, und die Erkenntnis, dass derselbe aus früheren Kiemenspalten hervorgegangen sei, der Eckstein, auf dem ein völlig neues Gebäude der Vertebraten-Morphologie sich aufrichten muss und sich aufrichten lässt. Wer sich einbildet, es handle sich nur darum, durch jenen Nachweis von der Kiemenspalten-Natur des Mundes die Homologie von Rückenmark und Bauchmark festzustellen, oder gar nur die an sich sehr wenig sagende Ansicht Geoffroy's des Älteren zu erhärten, »die Insecten seien auf dem Rücken laufende Wirbelthiere« — woraus dann sich folgern lässt, die Wirbelthiere seien auf dem Rücken laufende Insecten, — der verkennt völlig die Tragweite der Phylogenie, deren Inhalt wahrlich nicht mit der noch so detaillirten graphischen Aufzeichnung einiger Stammbäume erschöpft ist, die vielmehr die genaue, ich möchte fast sagen actenmäßige, Darlegung des ganzen Entwicklungsganges sämmtlicher heute lebender Thiere, vor Allem aber der Wirbelthiere, als des höchsten und aus naheliegenden Gründen interessantesten und wichtigsten Organismenstammes zu geben verpflichtet und fähig ist. Aber der Organismus heißt

Digitized by Google

Organismus, weil er aus Organen besteht; seine Geschichte schreiben, heißt also die Geschichte seiner sämmtlichen Organe schreiben. Sich vorstellen, man habe nur irgend ein der Chorda ähnliches oder gleichgelagertes Derivat des Entoderms zu suchen, um darauf gestützt von Vorfahren der Wirbelthiere zu reden, oder aber Segmentaltrichter so oder so zu deuten, um Verwandtschaften bewiesen oder abgewiesen zu haben, heißt mit den phylogenetischen Problemen Hasard spielen; nur diejenige Hypothese, welche Chorda, Segmentalorgane, Kiemen, Auge, Ohr, Nase, Mund, After, Flossen etc., kurz den ganzen Körper bis in seine feinsten Ausgestaltungen mit gleicher Sorgfalt behandelt und auf einfachere Grundlagen reducirt, — nur eine solche überaus umfangreiche Arbeit kann als dem gewaltigen Problem adäquat betrachtet werden; und zu einer solchen Behandlung desselben schicken sich die vorliegenden »Studien« an.

Das Voranstellen des Mundes beruht auf der Absicht, den Punkt hervorzuheben, auf dessen Entscheidung Alles ankommt. Die Entscheidung selbst aber ist nicht allein aus der Untersuchung des Mundes abzuleiten, wie denn auch die früheren Capitel bei Weitem nicht, ja nicht einmal annähernd, erschöpfen, was zu sagen ist[1]; vielmehr müssen von allen Seiten Hilfstruppen herbeigeführt werden, welche die an sich nicht unzweifelhaften, aus der Bildung des Mundes selbst genommenen Argumente bekräftigen und das Zurückkommen auf dieselben, ihre Ausdehnung auf weitere Gebiete erforderlich machen. Solche Hilfsargumente bietet der Wirbelthierkörper aber fast in jedem Organe: die Auswahl und die Reihenfolge der Einführung derselben richtet sich aber nicht nach der sog. Dignität der Organe, sondern nach ihrer Beweiskraft für die Lösung des Grundproblems.

Es sind nun, seitdem ich im »Ursprung der Wirbelthiere« die ausschlaggebende Bedeutung der Frage nach der Natur des Mundes hervorhob, von zwei Seiten Versuche gemacht worden, diese Frage anders zu beantworten als ich. Der eine Versuch ging von Prof. SEMPER aus: die Meinung dieses Forschers ist indess mehr auf Diagramme fundirt, als auf Betrachtung wirklich phylogenetischer Processe. Ich lasse sie daher vor der Hand auf sich beruhen.

---

[1] In der III. Studie (Hypophysis v. Petromyzon) habe ich schon erwähnt, dass ich von Neuem die Entstehung des Mundes und der Hypophysis der Teleostier auf die Betheiligung von Ectoderm und Entoderm untersucht habe: Ich bin dabei eben so wie Prof. HOFFMANN (Zur Ontogenie der Knochenfische, Arch. f. mikr. Anatomie 23 p. 99) zur Erkenntnis gekommen, dass in der That Ectoderm die Mundbucht und die Hypophysis bildet. Ausführlicher werde ich später darüber sprechen.

Digitized by Google

Der zweite Forscher ist mein verstorbener Freund BALFOUR, welcher meinen Auffassungen über die Mundfrage sich nicht anzuschließen vermochte, und eine andere Hypothese aufstellte, der zufolge der gegenwärtige Mund der Wirbelthiere auch zugleich der Urmund sei, welcher bei den Vorfahren der jetzigen Vertebraten als Saugmund fungirt habe. Diese Hypothese stützt BALFOUR auf die Natur des Cyclostomen-Mauls, auf das Vorkommen von Saugnäpfen bei Amphibienlarven, bei *Lepidosteus* und bei den Ascidien. Man mag darüber nachlesen, was er in der Comp. Embryology II, p. 263 sagt.

Dieser Auffassung den Boden zu entziehen und dadurch die meinige erneut zu stützen, ward für mich die nächste Aufgabe. Das Hauptargument BALFOUR's liegt in seiner Auffassung des knorpligen Kiemenskelettes der Petromyzonten, aus dessen Beschaffenheit sowohl er, wie viele, ja wohl alle seiner Vorgänger, den Beweis schöpfen zu können meinten, die Petromyzonten hätten nie Kiefer besessen. Die Beweisführung stützt sich auf die Meinung, Kiefer seien umgewandelte »innere« Kiemenbogen; die Petromyzonten besäßen keine inneren Kiemenbogen, sondern nur ein »äußeres« Kiemenskelett, von dem die letzten Spuren bei den übrigen Wirbelthieren in den sog. »äußeren« Kiemenbogen der Selachier noch vorhanden seien. Ohne Kiefer sei aber ein beißendes Maul nicht zu denken; da also zur Zeit der bereits bestehenden Function des Saugmauls keine inneren Kiemenbogen vorhanden seien, könne eben auch gar nicht von einer Umwandlung derselben aus Kiemenspalten geredet werden.

Es entstand also für mich die Aufgabe, nachzuweisen, dass die Petromyzonten von Hause aus kein Saugmaul gehabt, dass sie vielmehr Kiefer besessen, die aber jetzt verloren sind; um diesen Nachweis zu liefern, musste ich vor allen Dingen den Satz von der Homologie der sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier mit dem Knorpelskelett der Petromyzonten auf seine Tragkraft prüfen, event. die darauf gegründeten, sehr weit greifenden Folgerungen zurückweisen.

Dieser Nachweis lässt sich nun freilich nicht ausschließlich auf dem gewöhnlichen Wege der »vergleichenden Untersuchung« fertiger Structuren bewirken, sie erfordert vielmehr die ausgiebigste Berücksichtigung der Embryologie. Wollte ich mich darauf beschränken, die Homologisirung der sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier mit dem gesammten Kiemenskelett der Petromyzonten als unrichtig nachzuweisen, so hätte ich nichts weiter zu thun, als die Entstehung jener beiden Knorpel im Haifisch-Embryo darzustellen und damit die *toto coelo* verschiedene Entstehung des Knorpelskeletts der Petromyzonkiemen zu vergleichen: danach

Digitized by Google

würde Jeder sofort die Unrichtigkeit dieses Vergleichs einsehen; ich hätte meine These bewiesen und könnte die Folgerungen daraus ziehen.

Aber einmal im Begriff, die Structur und Bildungsweise des Kiemenskeletts zweier so wichtiger Gruppen, wie Selachier und Petromyzonten, in einigen Details zu verfolgen, halte ich es dem Gesammtzweck, den ich mit diesen »Studien« verfolge, förderlicher, wenn ich mich gleich daran gebe, Bau und Entstehung der Wirbelthierkiemen in verschiedenen Richtungen zu verfolgen, — überzeugt, dass eine solche Untersuchung sehr viel dazu beitragen wird, unrichtige Vorstellungen zu bannen, und einer einheitlichen Betrachtung dieser und anderer Structuren den Weg zu ebnen. Ich werde dabei mit der genauen Darstellung der Entwicklungsweise der Selachierkiemen beginnen. Ich wähle zu dieser Darstellung die Bogen, welche zwischen der zweiten und vierten echten Kiemenspalte liegen; dazu bestimmt mich die Rücksicht auf die Complicationen, welche sowohl die vorderen als die hinteren Kiemenbogen, die ersteren durch den Zungenbein-Kieferapparat, die letzteren durch die Brustflossen erlitten haben, oder erlitten haben könnten. Einer der mittleren Kiemenbogen ist wegen der Abwesenheit solcher Complicationen das günstigere, typischere Object.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Stadiums, in welchem bereits die zu dem betreffenden Bogen gehörige Abtheilung der Kopfhöhlen den größten Theil ihres Lumens verloren hat und sich anschickt, aus ihren Wandungen die Musculatur des Kiemenbogens zu bilden. In allzugroße Einzelheiten werde ich mich um so weniger einlassen, als schon die größeren Züge dieser Ausbildung des Neuen und Überraschenden genug bieten, und hier nur diejenigen Facta dargestellt werden sollen, welche directen Bezug auf die morphologischen Probleme haben, deren Erledigung uns interessirt. Der Reichthum der Details ist so groß, dass ich sonst fürchten müsste, vom Hundertsten ins Tausendste zu gerathen, und darüber die Hauptaufgabe zu versäumen. Zudem wird sich ohnedies bald die Gelegenheit bieten, einige dieser Details, besonders auch die Entstehungsweise der Kopfhöhlen selbst zu schildern, um dadurch Anhaltspunkte zur Beurtheilung anderweiter Probleme der beträchtlichsten Natur zu erhalten.

1. Die Entstehung und Differenzirung der Kiemenbogengefäße.

Der Horizontalschnitt des Kiemenbogens (Taf. 5 Fig. 1 und 2) bildet zu dieser Zeit ein Oval, dessen Längsdurchmesser schräg gegen den Querschnitt des Körpers gerichtet ist. Umgeben ist er durch eine

Digitized by Google

dichte Schicht von hohen Epithelzellen, deren nach außen gerichtete schmalste Zone aus Ectoderm-, die ganze übrige Partie aus Entodermzellen gebildet ist. Einen Unterschied dieser beiden Zellarten vermag man nicht wahrzunehmen. An der nach außen und hinten gerichteten Stelle beginnt eine kleine Ausstülpung sich geltend zu machen, die wie eine Blase erscheint (Fig. 2 *KA*). Es ist die erste Andeutung eines Kiemenblattes. Am Grunde dieser Ausstülpung findet sich das primitive Blutgefäß des Kiemenbogens (Fig. 1 und 2 *A*), welches als einfacher, aber bereits von einer deutlichen Schicht Mesodermzellen umgebener, innerlich glatt umrandeter Hohlraum erscheint, ziemlich erfüllt von Blutkörpern, deren Zahl aber freilich sehr variiren kann. Die Mitte des Kiemenbogens wird eingenommen von den Wandungen der Kopfhöhle (Fig. 1 und 2 *Mu*). Dieselbe hat ihr Lumen verloren, bildet also zunächst nur eine Doppelreihe von Zellen, die aber nach der Darmseite zu etwas zahlreicher, ja wohl mehrreihig sind, zumal auch der Schnitt nicht gerade auf die Querebene der Kopfhöhle gerathen ist. An der entgegengesetzten Seite bleibt noch das Lumen schwach erkennbar bestehen, die es umgebenden Zellen erhalten sich auch noch am längsten in ihrer ursprünglichen Gestalt. Die Gestalt der Kopfhöhlenwandung ist auf der hinteren Seite etwas concav zufolge des Druckes, den der Gefäßbogen ausübt. Auf der vorderen Seite dagegen, welche ziemlich gerade verläuft, liegen nahe der Mitte einige mattgefärbte Zellen, die einer Art zu sein scheinen: es sind Nervenzellen, die den Vagusast des Bogens bilden (Fig. 2 *N*). Der Rest des Innenraums des ganzen Kiemenbogens wird aus Mesodermzellen gebildet, welche lose an einander liegen, nur zwischen Blutgefäß und Ausstülpung des Kiemenblattes etwas dichter gefügt sind.

Dies die Ingredienzien, aus denen der Kiemenbogen sich in diesem Stadium zusammensetzt, deren Aus- und Umbildung nun weiter verfolgt werden soll.

Zunächst aber wird es gut sein, darzustellen, wie der hier abgebildete Schnitt in seinen nach oben und nach unten belegenen Fortsetzungen sich darstellt. Nach oben läuft die Kopfhöhlenwandung blind aus; das Blutgefäß biegt nach oben und hinten um und wird ein Aortenbogen, der sich zunächst in die zugehörige Aorta derselben Seite ergießt; der Nerv mündet in sein großes Ganglion, welches über der oberen Commissur der zweiten Kiemenspalte liegt. Es ist aber bemerkenswerth, dass er, je weiter nach dem Rücken resp. nach dem Ganglion zu, sich um so mehr nach außen, d. h. dicht an das äußere Epithel des Bogens begiebt, und sich demgemäß von den Urmuskel-

Digitized by Google

zellen der Kopfhöhlenwandung entfernt. Nach unten erweitert sich die Kopfhöhlenwandung wieder zu einer wirklichen Höhlung, deren Wandungen schließlich in die Pericardialhäute sich fortsetzen, wie es schon durch VAN WIJHE (Über die Mesodermsegmente und die Entw. der Nerven d. Selachier-Kopfes. Verh. kgl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 1882. p. 10) mit Recht gegenüber BALFOUR's Angaben behauptet wird; das Gefäß biegt nach innen und unten um und bildet einen der Hauptäste der Kiemenarterie; der Nerv bleibt innig an der Vorderwand der Kopfhöhle angeschlossen und endet in den Zellen derselben in der Nähe des Pericardiums.

Es sei noch gestattet, die Bemerkung zu machen, dass in noch früherem Stadium der Gefäßbogen näher der visceralen Seite des gesammten Kiemenbogens befindlich ist, und erst allmählich weiter nach außen rückt.

Diese Bewegung behält er auch bei, wenn die weitere Entwicklung Platz greift, welche dazu führt, Nebenströme für das Blut zu bilden. Diese Nebenströme sind eine Consequenz der Kiemenblattbildung. So wie diese sich ausstülpen — es geschieht zuerst an dem hinteren und von der Mitte zu nach unten gelegenen Rande — bilden sich gleichzeitig Hohlräume in ihnen, welche mit dem Hauptgefäßstamm communiciren. Das zurückkehrende Blut sucht sich allmählich eigne Canäle nach hinten von dem Gefäßstamm; diese kleinen Gefäßschleifen münden in einen allmählich sich bildenden gemeinsamen feinen Gefäßstamm aus, welcher sich weiter zum Rücken hinauf wieder in den Hauptstamm ergießt. Es ist dieser kleine Nebenstrom der Anfang der Kiemenvenen (Taf. 5 Fig. 3 und 4 *H.V.*).

Etwas später stülpen sich auch an der Vorderseite des Kiemenbogens, in der unmittelbaren Nähe des Nervenstammes, Kiemenblätter aus; gleichzeitig damit bilden sich auch hier kleine Gefäßschleifen und ein kleiner Nebenfluss für den aufsteigenden Blutstrom, dessen Hauptbewegung freilich immer noch in dem Hauptgefäß vor sich geht. Zwischen den beiden kleinen Venenstämmchen existiren zwei Querbrücken (Taf. 5 Fig. 4, 5, 10, 11 *Comm.*), von denen eine allmählich ganz besonders groß wird: wir werden sie später wieder antreffen und mittels ihrer Existenz eine sehr wichtige topographische Bestimmung vornehmen, und daran anknüpfend eine Correctur bisheriger Auffassungen vornehmen können, deren Tragweite sehr bedeutend ist.

Beide Venenstämmchen münden also anfänglich in den Hauptgefäßstamm wieder ein.

Es ist hier der Ort, gleich auf einen wichtigen Punkt hinzuweisen, der später gleichfalls wieder zur Sprache kommen wird.

Digitized by Google

Bei dem ausgewachsenen Haifisch findet sich ein ganz anderer Gefäßverlauf in den Kiemenbogen, als in den hier beschriebenen Anfangsstadien des Embryo. Das Blut tritt durch die Kiemenarterie in den Kiemenbogen ein, getrieben vom Herzstoß. Durch die Zweige, welche von der Arterie in die Kiemenblättchen gehen, tritt es in diese ein, und läuft zurück in die Venen. Der Querschnitt der Arterie vermindert sich, je weiter hinauf sie gegen den Rücken geht, der Querschnitt der beiderseitigen Kiemenvenen vergrößert sich in derselben Weise, nur mit dem Unterschiede, dass vor der Hälfte ihres Verlaufs, etwas unter dem mittleren Gelenk der Mittelstücke des Kiemenbogens die vordere Kiemenvene durch die Queranastomose einen großen Theil des Blutes der hinteren empfängt und zufolge davon einen sehr viel bedeutenderen Querschnitt annimmt, als sie bis dahin hatte, während umgekehrt die hintere stark abnimmt.

Wenn ich als vordere Kiemenvene diejenige beschreibe, welche in jedem Visceralbogen näher dem Auge, als hintere diejenige bezeichne, welche näher der Brustflosse liegt, so weiche ich darin von der herkömmlichen Terminologie ab; nicht ohne triftigen Grund.

Es hängt nämlich viel davon ab, ob man die Kiemenblättchenreihen der Selachier und auch die der übrigen Fische als zu einem Bogen, oder zu einer Spalte resp. Kiemensack gehörig betrachten soll. Das könnte an sich irrelevant erscheinen, ist es aber durchaus nicht im phylogenetischen Sinne. Bekanntlich existiren bei den Myxinoiden scharf bestimmte Kiemensäcke mit inneren und äußeren Kiemengängen; bei den Teleostiern dagegen als entgegengesetztem Pole giebt es keine Säcke, vielmehr Kiemenbögen mit doppelter Reihe von Kiemenblättchen. Welcher dieser beiden Bildungen kommt die Priorität zu?

Der bisherige Standpunkt neigte sich zu Gunsten der Kiemensäcke, — in dem »Ursprung der Wirbelthiere« p. 45 habe ich den andern eingenommen. Dass ich Recht habe, werde ich im Laufe dieser Aufsätze auf das Eingehendste erweisen: anticipirend ändre ich aber demzufolge die Terminologie und nenne die Venenstämme vordere resp. hintere, je nachdem sie sich zu dem Kiemenbogen, nicht zu dem Kiemensack gelagert finden.

Die Embryologie der Selachier kommt nun meinen Anschauungen in so fern zu Hilfe, als die ursprüngliche Aortenwurzel identisch ist mit der ursprünglichen Kiemenarterie, deren dorsales Stück eben Aortenwurzel heißt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung, den ich oben darstellte, bilden sich Nebenströme als Kiemenvenen aus, welche freilich anfänglich in die dorsale Partie der Arterie einmünden; die

Digitized by Google

vordere dieser Kiemenvenen vergrößert sich aber in ihrem dorsalen Stück beträchtlich, da sie durch die Quercommissur auch den Haupttheil des Blutes der hinteren Vene empfängt. So giebt es ein Stadium, wo die vordere Vene eben so groß ist, wie die Arterie und wo beide gemeinsam in den Aortenbogen sich ergießen, der aber eben nur das dorsale Stück der Arterie ist. Aber auch dabei bleibt es nicht stehen. Vielmehr wächst die Vene auf Kosten der Arterie, welche zusammen mit der hinteren Vene sich als kleine Gefäße in den nun dominirend gewordenen vorderen Venenstamm ergießen. Hierauf verliert die Arterie vollkommen den Zusammenhang mit der vorderen Vene, die nun allein den Aortenbogen darstellt; und da das Blut aus der Arterie nicht weiter kann, so verliert sie auch allmählich den Zustrom aus der bedeutend kleineren hinteren Vene; diese wird selbständig und findet eine Verbindung mit dem vorbeilaufenden Aortenbogen des nächst folgenden Kiemenbogens, so dass schließlich jeder Aortenbogen sein Blut aus zwei sehr ungleich großen Venen zweier verschiedener Kiemenbogen erhält.

Diese Verhältnisse haben, wie gesagt, beträchtliche phylogenetische Bedeutung, desshalb stelle ich sie hier cursorisch dar, lasse aber im Übrigen die Entwicklung der weiteren Blutgefäße der Kiemenbogen, speciell auch die des nutritiven Systems, auf sich beruhen. Später freilich wird auch das erörtert werden.

2. Differenzirung der Kiemenbogenmuskulatur.

Die Veränderungen, welche der Muskelschlauch (Kopfhöhle) des auf Fig. 1 u. 2 im Querschnitt dargestellten Kiemenbogens erleidet, sind im Wesentlichen die folgenden.

Der Schlauch, dessen Durchmesser anfänglich nahezu überall gleich war, auf dem dargestellten Schnitt aber schon beträchtlich ungleich geworden ist, indem die Spitze und die Basis sich stark von einander entfernen, wodurch die Mitte gedehnt und ausgezogen wird, setzt diese Bewegung fort. Die Elemente, welche die Mitte zusammensetzen, werden aus hohen, mit ihrem Längsdurchmesser dem verstrichenen Lumen zugekehrten Zellen zu cubischen, dann zu runden und schließlich zu länglichen Zellen, deren Querdurchmesser beträchtlich den Höhendurchmesser übertrifft. Zugleich rücken die Zellen beider Wände, die sich bisher einander gegenüber standen, durch einander, so dass es scheint, als befände sich hier nur eine Reihe Zellen; diese Verdünnung der Mitte geht gleichzeitig mit der Vergrößerung des Arterienstammes und der Entwicklung der Venenstämme vor sich; die verdünnte Mitte des

Digitized by Google

Muskelschlauches trennt dabei die Arterie von dem vorderen Venenstamm (Taf. 5 Fig. 3, 4, 6, 7, 8); dabei erfährt der Muskelschlauch auch eine Krümmung. Ja, sobald sich die Commissuren der Venenstämme bilden, wird auch an diesen Stellen die Continuität des Muskelschlauches unterbrochen. An der dünnsten Stelle verläuft ferner der Vagusast. Die Spitze, d. h. also das distale Ende des Schlauches behält seine rundliche Form bei, die Zellen bleiben in ihrer ursprünglichen Gestalt, d. h. sie convergiren gegen den Mittelpunkt und sind beträchtlich höher als lang und breit; auch bleibt ein schmaler Hohlraum bestehen, — der Rest der ursprünglichen Kopfhöhle. Die Basis dagegen scheint die stärkste Zunahme der Zellen zu erfahren: die Zellen bleiben dabei hoch, und dicht an einander gelagert, und statt wie die Mitte die Reihen durch einander zu schieben, vergrößert sich vielmehr ihre Zahl, so dass bald 3—5 Reihen über einander erscheinen. Diese Vermehrung der Zellen am proximalen Ende des Schlauches scheint bedingt zu sein durch die Lagerung am concaven Theil des Kiemenbogens: bei gleich starkem Wachsthum muss es hier zu einer Anhäufung kommen; auch zeigt sich nichts derart weder am obersten, dorsalen Ende des Muskelschlauches, noch am ventralen, wo er in die Pericardialwandung übergeht. Wir werden bald erkennen, dass diese Betrachtung nicht nutzlos ist.

Durch Blutgefäße, Nerv, und durch die eigene Verdünnung geschieden, zerfällt der Muskelschlauch also mehr und mehr in einen äußeren und einen inneren Theil.

Während dies geschieht, geht auch eine Veränderung in den, alle diese Theile umgebenden Mesodermzellen vor sich.

Ich erwähnte schon, dass die Räume der Hauptblutströme von scharfen Rändern umgeben werden; noch sind das freilich keine Gefäßwände, aber es ist die Vorbereitung zu ihrer Herstellung. Die Zellen des Mesoderms, welche diese Räume zunächst umgeben, verbinden sich allmählich zu festen Wandungen und schließen dadurch die Blutströme zu wirklichen Gefäßen ein.

Gleichzeitig tritt aber am proximalen Ende des Kiemenbogens, gleich hinter der Mitte, eine Verdichtung der Mesodermzellen ein. Während sie auf der distalen Hälfte sich lockern, und jede einzelne Zelle durch Ausläufer mit ihren Nachbarn in Verbindung tritt, pressen sich die am proximalen, dem Darm zugewandten Ende des Bogens befindlichen dichter und dichter an einander; von Ausläufern sieht man nichts, vielmehr runden sich alle Zellen, dann platten sie sich gegenseitig ab, und schließlich entsteht zur Zeit, wo die mehr ventral gelegene der beiden Quercommissuren der Venen sich kräftig zu entwickeln

Digitized by Google

anfängt, dicht dahinter, in dem Winkel zwischen dem proximalen Theil des Muskelschlauches, der Quercommissur und der hinteren Vene eine Anhäufung von Zellen, welche eine unregelmäßig concentrische Lagerung aufweist: der erste Anfang des knorpligen Kiemenbogens (Taf. 5 Fig. 4, 5 *J.K.*).

Derselbe liegt also im Anbeginn hinter d. h. analwärts von dem proximalen Theil des Muskelschlauches. Die Bildung desselben schreitet von der Mitte nach beiden Enden, d. h. gegen den Rücken wie gegen den Bauch zu, fort. In dem Abschnitt aber, welcher zwischen der oberen und der unteren venösen Gefäßcommissur liegt, wo also bereits der Zusammenhang zwischen proximaler und distaler Portion des Muskelschlauches gelockert, ja nahezu ganz gewichen ist, erfolgt die Verdichtung des Mesodermgewebes auch auf der andern Seite, neben der vorderen Vene, so dass die wenigen Zellen des Muskelschlauches, welche zwischen beiden concentrisch gelagerten Mesodermzellmassen befindlich sind, fast ganz verschwinden (Taf. 5 Fig. 8 u. 9).

Nach oben wie nach unten setzt sich nun die Knorpelbildung fort, aber stärker gekrümmt, als der Muskelschlauch, so dass des letzteren proximale Portion außerhalb des Knorpels bleibt, letzterer also auch nicht in eine vordere und hintere Partie zerfällt.

Es tritt nun eine Erscheinung auf, welche die Entwicklung der Visceralbogen und aller ihrer Componenten sehr complicirt, zu deren richtiger Darstellung ich etwas weiter ausholen muss.

Von vorn herein ist der Embryo der Selachier nicht auf einer geraden Längsachse gebildet, vielmehr ist dieselbe je weiter gegen das Vorderende zu, um so mehr gekrümmt. Die Krümmung ist am stärksten im Kopfe. Dadurch aber ist die Linie der Rückencontur sehr viel länger als die der Bauchcontur; ja, da der Darm, dessen Ausstülpungen die Kiemensäcke vorstellen, nicht bis an das Ende des Vorderkörpers geht, vielmehr weit davor schon endet, — oder, wenn man will, anfängt, — so liegt es in der Natur der Sache, dass die Kiemenspalten mit ihren Höhendurchmessern mehr oder weniger radial um einen Mittelpunkt gestellt sind, welcher im Dottersack liegt. Sonach stehen die Kiemenspalten nicht senkrecht zu der Horizontalebene des Körpers. Aber sie stehen eben so wenig senkrecht zur Verticalebene, vielmehr sind sie je weiter nach hinten, in um so spitzerem Winkel gegen die verticale Längsebene geneigt, und je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so stärker wird diese Neigung.

Dies muss man im Auge behalten, um den jetzt zu beschreibenden Vorgang richtig zu verstehen.

Digitized by Google

Die Kiemenspalten liegen anfänglich nahezu auf der Mitte des Körpers, wenn schon immer mehr dem Bauch zu, als dem Rücken.

Je weiter in der Entwicklung vorschreitend, um so mehr findet sich aber die äußere Kiemenspalte nach dem Bauche zu gewendet, während die innere vom Darm aus sogar erst nach oben gerichtet erscheint.

Die Wachsthumsprocesse, welche diese Verschiebungen hervorbringen, liegen zum wesentlichsten Theil in den dorsalen Theilen der Visceralbogen, welche, statt immer weiter gegen den Rücken hin zu wachsen, vielmehr die Kiemenspalten überdachend erst nach außen und dann nach unten wachsen.

In Folge dieser Wendung schiebt sich die dorsale Portion der Muskelschläuche jedes Visceralbogens zugleich nach hinten und nach außen (Taf. 5 Fig. 5), ja allmählich nach unten. Dadurch wird das Dach jeder Kiemenspalte viel länger, die Kiemenspalte selbst, je weiter nach außen um so kleiner und niedriger.

Eine umgekehrte Wachsthumsrichtung nimmt aber der knorplige Bogen. Er wächst zwar auch nach hinten und allmählich nach unten, aber sein Wachsthum richtet sich nach innen unter die Wirbelsäule.

In Folge dieser verschiedenen Wachsthumsrichtungen verändert sich die relative Lagerung von Muskelschlauch und Knorpelbogen beträchtlich, und es geschieht, dass die proximale Portion des dorsalen Stückes des Muskelschlauches an die Hinterseite des dazu gehörigen oberen Stückes des knorpeligen Bogens geräth; sie macht also eine Drehung fast um die ganze Peripherie des Knorpelbogens herum, da sie eigentlich an die Innenseite sich inseriren sollte, aber nun den ganzen Weg um die Vorder- und Außenseite zurückgelegt hat, um sich schließlich an der Hinterseite zu inseriren (Taf. 7 Fig. 1, 2, 4 *M. int. arc.*).

Zugleich aber geräth sie in die Nähe des benachbarten hinteren knorpeligen Bogens, und inserirt sich auch an ihn.

Die Richtung der Muskelfasern, die sich aus den Muskelschläuchen entwickeln, ist von Hause aus eine auf die Horizontalebene des Körpers senkrechte. Sie bleibt es auch an der Mitte der Kiemendiaphragmen, und vor Allen an den proximalen Stücken, welche von Anfang an sich von dem ganzen Schlauch abgetrennt haben (Taf. 7 Fig. 1—6 *M. add.*).

Die Fasern aber, welche dorsal liegen und durch den eben beschriebenen Wachsthumsprocess nach hinten, außen und unten gerathen, nehmen auch die entsprechenden Richtungen an, und so kommt es, dass die dorsale proximale Portion des Schlauches schräg, ja nahezu horizontal gelagert ist, während die distale nicht nur schräg

Digitized by Google

sich richtet, sondern sogar über die Horizontalebene hinaus nach unten geht (Taf. 5 Fig. 5 *Mu*, Taf. 7 Fig. 1—6).

Fragen wir nun danach, welche Muskeln aus diesen Processen resultiren, so erkennen wir in den distalen Portionen, welche im Innern jedes Visceralbogens aus den Mittelstücken sich hervorbilden, die Musculi interbranchiales[1] (Taf. 7 Fig. 1—4 *M. int.*). Die dorsalen, nach hinten, außen und unten umgebogenen distalen Portionen des Muskelschlauches werden zum M. constrictor superficialis, dessen weitere Ausgestaltung erst beschrieben werden soll, wenn die weitere Entwicklung des Knorpelskeletts dargestellt sein wird.

Aus den dorsalen proximalen Theilen des Muskelschlauches gehen hervor: die Musculi interarcuales, welche die späteren obersten Gliedstücke jedes Knorpelbogens mit denen des folgenden resp. mit den oberen Mittelstücken des zugehörigen Bogens verbinden. Auch die Bäuche dieser Muskeln, welche quer herüber von dem oberen Ende des oberen Mittelstückes zu dem gleichnamigen Theil des folgenden Knorpelbogens ziehen, gehören zu diesen Portionen[2].

Der merkwürdige Muskel, welcher gleich zu Anfang als proximale Portion des gesammten Muskelschlauches erst durch die Venen-Commissuren und nachher durch den Knorpelbogen abgetrennt wurde, entwickelt sich zum Adductor arcus visceralis[3] (Taf. 6 Fig. 4—7, Taf. 7 Fig. 1—6). Die Insertion dieses Muskels hat GEGENBAUR[4] Anlass zu Betrachtungen gegeben, die nicht hinreichend gegründet erscheinen, auf die ich aber erst später eingehen will, nach Darstellung der Entwicklung des Knorpelskelettes. Schon hier aber will ich aussprechen, dass beide Autoren, GEGENBAUR wie VETTER, einen viel bedenklicheren Fehler gemacht haben, indem sie den Adductor mandibulae als homodynam mit den Adductores arcuum visceralium beschreiben. Die später darzustellende Entwicklungsgeschichte des gesammten Kiefer- und Zungenbeinapparates wird erweisen, dass der Adductor mandibulae vielmehr mit den gesammten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen homodynam ist, über-

---

[1] VETTER, Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische. Jenaische Zeitschr. VIII.

[2] Es ist sonach nicht richtig, wenn VETTER (l. c. p. 445) den Verlauf so darstellt, dass diese Muskeln zu dem vorhergehenden Bogen ziehen. Sie gehören immer dem Muskelschlauche des vorderen der beiden Bogen an, die sie mit einander verbinden.

[3] VETTER, l. c. p. 446.

[4] GEGENBAUR, Kopfskelett p. 149, 150.

Digitized by Google

haupt aber Verhältnisse darbietet, welche ihn durchaus isolirt erscheinen lassen.

Die ventralen Portionen der Visceralbogen-Muskelschläuche entwickeln sich in analoger Weise wie die dorsalen; die wesentlicheren Unterschiede werden hervorgebracht durch die ursprünglichen Beziehungen zum Pericardium, und durch die Complicationen, welche das Vor- und Herabrücken der aus den Urwirbeln resultirenden Körpermusculatur mit sich bringt.

Wie an der dorsalen Seite schlägt sich auch an der ventralen die proximale Portion des Muskelschlauches um die Fortsetzung des Knorpelbogens herum und bildet die tiefen Portionen des Musculus constrictor superficialis[1]; diesen Namen verdienen sie freilich nur *cum grano salis*, denn der Constrictor superficialis sollte nur aus denjenigen Muskeln bestehen, welche von den distalen Portionen der ursprünglichen Muskelschläuche abstammen. In der That sind diese Muskeln auch vorhanden, aber in der VETTER'schen Monographie falsch gedeutet worden. Er beschreibt sie als einen Theil der M. coracoarcuales, unter dem Namen M. coraco-branchiales; sie haben aber ursprünglich nichts gemein mit M. coraco-hyoideus, setzen sich vielmehr nur an ihn an, durch eine Fascie von ihm getrennt. Der M. coraco-hyoideus ist ein echter Körpermuskel, aus den Urwirbeln herstammend, und hat genetisch nichts mit der Visceralbogen-Musculatur zu schaffen[2].

Der Zusammenhang der einzelnen Muskelschläuche der Visceralbogen mit dem Pericardium löst sich allmählich, sobald die Knorpel sich bilden, an welche die Muskelfasern sich ansetzen.

Ich wende mich nun zu der

3. Differenzirung der knorpligen Theile des Visceralbogens.

Im vorigen Abschnitt ward bereits dargestellt, wie der Knorpelbogen[3] sich zuerst in der Mitte zwischen den beiden Venencommissuren

---

[1] VETTER, l. c. p. 410 und 450.

[2] Hierauf hat schon VAN WIJHE aufmerksam gemacht l. c. p. 11.

Es herrscht beträchtliche Verwirrung sowohl in der Nomenclatur, wie auch in der Deutung der gesammten, zwischen Unterkiefer und Schultergürtel liegenden Musculatur. JOHANNES MÜLLER, GÖTTE, SCHNEIDER und VETTER haben darüber gearbeitet, aber wenig Einstimmigkeit erzielt. In einer späteren Studie, welche das Muskelsystem in toto behandeln wird, hoffe ich diese Verwirrung zu heben.

[3] d. h. der wahre, sog. innere; dass dieser Ausdruck indess unpassend ist, wird Jedem begreiflich werden, der die jetzt folgende Darstellung der Entwicklung

Digitized by Google

aus den sich verdichtenden Mesodermzellen anlegt (Taf. 5 Fig. 4 u. 5 *J.K.*); es ist zugleich auch gesagt, dass er sich nach oben und unten fortsetzt, und dass er auf der hinter der zugehörigen Musculatur gelegenen Seite zuerst sich bildet. Erst etwas später, wenn die Trennung des Muskelschlauches in eine proximale (Adductor) und distale (Constrictor) Portion vor sich gegangen ist, greift die Knorpelbildung um die Vorderseite der abgeschnürten proximalen Partie herum (Taf. 6 Fig. 1—9).

In diesem Stadium nehmen wir die weitere Entwicklung nun auf.

Aus dem ursprünglichen Knorpelstück, welches zuerst entsteht, gehen die beiden mittleren Bogenstücke hervor. Sie reichen nach oben und nach unten bis an die Partien, wo der proximale Theil des Muskelschlauches wieder durch eine dünne Lamelle mit dem distalen in Zusammenhang tritt. Es geschieht hierdurch, dass die mittleren Bogenstücke auf ihrer Innenseite ausgehöhlt sind, dass diese Höhle die Insertionspunkte für die Adductores bildet, welche am breitesten gerade in der Mitte erscheinen. An dieser Stelle bleibt der Knorpel ohne Höhlung, und es ist gerade auch an dieser Stelle, wo die untere und bleibende Venencommissur liegt, und wo sich das Gelenk bildet, welches das obere und untere Mittelstück von einander scheidet.

Wo nun die proximale Partie des Muskelschlauches sich um den Knorpelbogen herumschlägt, entsteht eben sowohl dorsal wie ventral je ein neues Gelenk, und dadurch gliedert sich das Basale am Rücken und das Copulare am Bauch von den Mittelstücken ab, je weiter die Entwicklung fortschreitet, und eine Trennung der proximalen Portion des Muskelschlauches in Adductor und Interarcualis an der dorsalen, und Adductor und Coracobranchialis an der ventralen Seite sich ausbildet.

Die weiteren Differenzirungsvorgänge bestehen in der Ausbildung der Gelenke, Verbreiterung oder Leistenbildung der Muskelinsertionspunkte und in der mehr oder weniger verschränkten Lagerung der einzelnen Muskelportionen und Knorpelstücke. Darauf will ich nicht weiter eingehen. Nur einen Punkt will ich noch berühren.

Ich erwähnte vorhin Betrachtungen, welche Gegenbaur angestellt hat, um die merkwürdige Insertion der Adductoren in Höhlungen statt auf Vorwölbungen resp. Verdickungen zu erklären. Gegenbaur meint, dass hierdurch eine Öconomie des Raumes hergestellt werde, da

---

des ganzen Knorpelskelettes liest, und daraus die Überzeugung schöpft, dass von äußeren Knorpelbogen nur missbräuchlich die Rede sein kann.

Digitized by Google

bei Zunahme der Musculatur und Verdickung ihres Ansatzpunktes die Schlundpartie eingeengt würde, welche von den Visceralbogen umgeben wird. Dies mag zugegeben werden, erklärt aber nicht das Zustandekommen des Verhältnisses. Wir werden schwerlich fehl gehen, wenn wir voraussetzen, dass von Hause aus der ganze Knorpelbogen aus einem einzigen Stück bestanden habe, welches hinter dem zugehörigen Muskelschlauche gelegen gewesen, ja vielleicht sogar neben, d. h. nach innen von dessen proximaler Portion. Höchst wahrscheinlich war von Anfang an dieser Bogen viel weniger gekrümmt, als er jetzt erscheint. Ich erwähnte schon vorhin Erscheinungen in der Bildung der dorsalen Partien der Visceralbogen, welche eine Bewegung nach außen hinten und unten der Muskelschläuche annehmen lassen, setzte aber hinzu, dass die oberen Knorpelbogenstücke eine verschiedene Beugung nach innen erleiden. Wir werden gleich eine andere Reihe von Erscheinungen kennen lernen, welche sich nur auf dieselbe Weise erklären lassen, nämlich die Abschnürung der obersten Theile der epithelialen Wandungen der dorsalen Kiemenspalten-Commissuren. Auch diese Erscheinung weist darauf hin, dass eine von oben nach unten gehende Umbeugung stattgefunden hat, — ehe sie stattfand mussten also alle Theile des Visceralbogens weniger gekrümmt erscheinen, also auch der Knorpelbogen steiler gerichtet sein.

Es steht nun offenbar hiermit in Zusammenhang, dass die Vertiefungen für die Insertion der Adductores am größten sind bei den Rochen, welche die Abplattung des gesammten Körpers am weitesten getrieben haben (Taf. 7 Fig. 5 u. 6). Am geringsten entwickelt sind dagegen diese Gruben und die zugehörigen Adductores bei den Notidaniden, und bei diesen letzteren sind die Visceralbogen auch noch am steilsten, die äußeren Kiemenspalten am höchsten.

Stellen wir uns nun vor, dass durch die Depression des Körpers die ursprünglich aus einem Stück bestehenden Knorpelbogen gekrümmt wurden, so leuchtet ein, dass die proximalen Portionen des Muskelschlauches auf die innere Seite der größten Krümmung des Knorpelbogens gerathen mussten, dass sie also auch hier eine Insertion fanden. Wo sie um den Knorpel sich herumschlangen, war offenbar ein Locus minoris resistentiae, und dort entstanden Gelenke: es gliederten sich sowohl das Basale, wie das Copulare von dem bisher einheitlichen Knorpelbogen ab. Die Insertionspunkte der innen vom Knorpelbogen befindlichen proximalen Portion bedurften stärkerer Ansatzpunkte, um nun allein und selbständig das abgetrennte Mittelstück zu beugen: es wuchs also der Knorpel allmählich von vorn um den Muskelbauch der

Digitized by Google

jetzt schon als Adductoren zu bezeichnenden Muskel herum: gleichzeitig aber schwächte sich der Beugepunkt des Mittelstückes und ward zu einem Gelenk, welches nun das obere und untere Mittelstück des gesammten Knorpelbogens herstellte.

Die oberen und unteren Theile der proximalen Portion des Muskelschlauches, welche nicht mit auf die Innenseite des Knorpels geriethen, dienten nun ihrerseits dazu, die oberen und unteren Enden des getheilten Mittelstückes zu fixiren, resp. als Antagonisten zu wirken, während die Adductoren sich contrahirten.

Wäre diese Theilung der proximalen Portion des Muskelschlauches in mittlere Adductores, dorsale Interarcuales und ventrale Coraco-branchiales nicht erfolgt, wären vielmehr diese Muskelmassen in einem Stück geblieben, so hätten sie bei gleicher Abplattung des Körpers dazu führen müssen ausschließlich das dorsale und ventrale Ende der knorpligen Bogen einander zu nähern, und dadurch den gesammten Knorpelbogen stärker zu beugen: warum das bei den Selachiern nicht erfolgt, oder allmählich aufgegeben worden, ist vielleicht noch herauszubringen; vielleicht ist der von GEGENBAUR angegebene Grund der richtige. Mittheilen möchte ich aber schon hier, dass an einer andern Abtheilung der Wirbelthiere dieses ursprünglichere Verhalten noch existirt: nämlich bei den Petromyzonten; dies wird weiter unten dargestellt werden, wo ich die Entwicklung der Visceralbogen von *Petromyzon Planeri* beschreiben werde.

Bei dieser Darstellung der Entwicklung und Gliederung des Knorpelbogens habe ich eines knorpligen Stückes nicht gedacht, welches meist, und vorzüglich von GEGENBAUR, als ein typischer, ursprünglich jedem Visceralbogen zukommender Skeletttheil betrachtet wird: der Copula. Ich habe durch meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen keinen Anhaltspunkt für die Theorie gewonnen, dass jedem Visceralbogen eine besondere Copula von Hause aus zuertheilt gewesen sei, — ich bin im Gegentheil zu sehr abweichenden Vermuthungen geführt worden, denen zufolge die Copulae einen von hinten nach vorn vorgeschobenen Skeletttheil darstellen, etwa in der Weise wie die Musculi coraco-hyoideus und coraco-mandibularis, oder wie vielleicht am Rücken der Musculus subspinalis[1]. Da sich aber diese Auffassung nicht hinreichend begründen lässt, ohne einen großen Apparat von neuen embryologischen Thatsachen und darauf gegründeten

[1] VETTER, l. c. p. 444.

Digitized by Google

morphogenetischen Anschauungen beizubringen, so verschiebe ich die Erörterung dieser Fragen auf spätere Gelegenheit[1].

Ich wende mich nun zur Betrachtung der Kiemenstrahlen.

Dieselben entstehen wesentlich später als die Knorpelbogen selber, — ein Umstand, der von großer Bedeutung für gleich zu erörternde Verhältnisse ist.

Zuerst entstehen wiederum Verdichtungen der Mesodermzellen zwischen der Kiemenarterie und der hinteren Vene, in der Nähe des Knorpelbogens, aber von diesem beträchtlich getrennt, und keinesfalls als ein Auswuchs desselben. Diese Verdichtungen geschehen zuerst auf derselben Höhe, wo auch der Beginn des Knorpelbogens stattfand. Von da schreiten sie nach oben, hauptsächlich aber nach unten zu fort, und während sich immer mehr solcher kugliger Mesodermverdichtungen anlegen, wachsen die zuerst entstandenen zu Stäben aus.

Auf diese einfache Weise entstehen die sämmtlichen Knorpelstrahlen der Kiemenbogen. Erst wenn sie beträchtlich an Größe zugenommen haben, nähern sie sich mit ihrer Basis mehr den Mittelstücken der Knorpelbogen, so dass sie auf ihnen ruhen, ohne doch ankylotisch zu verwachsen.

Mit den Muskeln des Diaphragmas gehen sie keine specielle Verbindung ein, denn während letztere sich an die vordere Kante der Mittelstücke inseriren, befestigen sich die Knorpelstrahlen an die hintere (Taf. 6 Fig. 1—9, Taf. 7 Fig. 1—6 *K.St.*).

Weitere Einzelheiten in der Ausbildung der Knorpelstrahlen haben für die hier zu erörternden Fragen keine Bedeutung, — nur eine, in

[1] Vetter hat in seiner vortrefflichen Arbeit über die Kiemenmuskulatur schon darauf hingewiesen, dass die M. coraco-hyoideus und coraco-mandibularis (er sagt freilich coraco-arcuales, doch habe ich schon oben darauf aufmerksam gemacht, dass gerade diese Muskeln den Visceralbogen zukommen) mit ihrer Innervation durch den N. hypoglossus, resp. vom 1. und 2. Spinalnerven aus dem Kreise der übrigen Muskeln des Kiemenapparates heraustreten. Er stützt sich dabei auf die wichtigen Arbeiten Gegenbaur's über die Kopfnerven der Selachier. Unzweifelhaft ist dies ein Thema von der einschneidendsten Bedeutung für die gesammte Auffassung des Wirbelthierkopfes: ich will darum auch schon hier aussprechen, dass ich mit verschiedenen Angaben des letzten Untersuchers, Dr. van Wijhe (Über die Mesodermsegmente und die Nervenentwicklung des Selachierkopfes), durchaus nicht in allen Einzelheiten übereinstimme und besonders in der Auffassung des Hypoglossus als ventraler Wurzeln von Spinalnerven, deren dorsale Wurzeln bei den Selachiern zu Grunde gegangen sind, vielmehr auf Seiten Gegenbaur's und Balfour's stehe. Diese ventralen Wurzeln haben mit dem Vagus nichts zu schaffen, und van Wijhe's ingeniöse Combinationen erscheinen mir nicht stichhaltig. Ich behalte mir vor, meine Einwendungen an anderer Stelle ausführlicher zu begründen.

Digitized by Google

dieselbe Kategorie fallende Bildung nimmt freilich ein ganz außerordentliches Interesse in Anspruch und soll jetzt kurz in ihrer Entwicklung betrachtet werden.

Ich erwähnte, dass die Knorpelstrahlen der Mitte des Bogens zuerst entstehen, und dass nach dem Bauch und Rücken zu allmählich die übrigen ihren Anfang nehmen. Diese Knorpelstrahlen setzen sich alle an die Mittelstücke des Bogens an. Nur zwei, die beiden äußersten, machen davon eine Ausnahme. Sie entstehen so hoch dorsal und so tief ventral, dass sie die Mittelstücke nicht mehr erreichen, vielmehr mit ihren Ursprüngen darüber befindlich bleiben. Auch stehen sie in andrer Beziehung in Ausnahmezustand. Während alle übrigen Knorpelstrahlen gerade gerichtet sind, d. h. von ihrem Anfangspunkt bis zum Endpunkt eine verhältnismäßig gerade Längsachse haben, die nur gelegentlich wellenförmig gebogen ist, erfahren die beiden dorsal-ventralen Knorpelstrahlen, sobald sie im Wachsthum vorschreiten, eine Krümmung, der dorsale nach unten, der ventrale nach oben. Ist einmal diese Krümmung erfolgt, so wachsen sie gegen einander zu, jeder zunächst der Außenseite des Kiemendiaphragmas, zu dem er gehört. Sie bleiben ziemlich schlank, und die Basis, welche, wie gesagt, nie articulirt, sondern nur durch Bandmasse mit den Basal- und Copularstücken des zugehörigen Bogens in Verbindung tritt, bleibt anfänglich spitz, und wird später plattenförmig breit, aber die Platten erreichen keine beträchtliche Dicke. Wie an die übrigen Kiemenstrahlen, so setzen sich auch an diese beiden terminalen keine Muskelbündel direct an; sie dienen eben auch nur dazu, die Diaphragmen zu stützen und gespannt zu halten. Der dorsale Strahl endet bei *Pristiurus* oberhalb der äußeren Kiemenspaltencommissur, der ventrale Strahl erreicht ihn bei Weitem nicht (Taf. 7 Fig. 1—4 *A.K.*).

Außen von diesen beiden terminalen Knorpelstrahlen findet sich diejenige Musculatur, die ich oben als diejenige Partie des M. constrictor superficialis beschrieben habe, welche durch dorsale wie ventrale Umbeugung des oberen wie unteren Endes des Muskelschlauches jedes Visceralbogens hervorgebracht wird.

Es leuchtet hierdurch von selbst ein wie so diese beiden Strahlen im Gegensatz zu allen andern eine so veränderte Lage erhalten konnten. Sie haben nämlich an der mehrfach erwähnten Umwachsung der Kiemenspalten Theil genommen. Ursprünglich waren sie sicherlich wie die andern Strahlen gerade gerichtet; als aber die Verkleinerung und Überdachung der Kiemenspalten begann, wurde ihre Spitze umgebogen, und ihr Wachsthum dadurch gegen einander

Digitized by Google

gerichtet. Wahrscheinlich waren auch die übrigen Strahlen, mit Ausnahme der mittleren, anfänglich größer: aber der eben erwähnte und oben beschriebene Process der Umwachsung der Kiemenspalten brachte es mit sich, dass die Strahlen nach oben und nach unten kleiner wurden.

Ich erwähnte oben, dass auch ein Theil des Kiemenspalten-Wandungsepithel selbst von diesem Process betroffen worden sei: dies wird weiter unten näher besprochen werden, und es wird dabei ein interessantes Organ, die Thymus, welche bis zu den Säugethieren und dem Menschen hinauf immer räthselhaft geblieben ist, in ihrem Ursprung kennen gelernt werden. Hier wird es aber dazu dienen, den Process zu illustriren, durch welchen die obersten und untersten Kiemenstrahlen zu demjenigen Skeletttheil wurden, welchen GEGENBAUR mit einem besonderen Namen »die äußeren Kiemenbogen« belegt hat, und an dessen Existenz die allerbemerkenswerthesten Folgerungen geknüpft worden sind.

Die Sache hat eine so große Wichtigkeit für Fragen von der größten Tragweite, dass ich es für geboten halte, wörtlich zu citiren, was in der Litteratur bisher über diese »äußeren Kiemenbogen« zu finden ist, zumal es sich um die Ansichten von Autoritäten der vergl. Anatomie wie RATHKE, CUVIER, JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR und BALFOUR handelt und gleichzeitig Bau und Lage der betreffenden Knorpel in den ausgebildeten Formen deutlich wird.

Im Jahre 1832 erschienen RATHKE's »Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere«. Die Bedeutung dieser Schrift für die damalige Zeit ist gar nicht hoch genug anzuschlagen: sogar heute noch, nach einem halben Jahrhundert, bildet sie eine der wichtigsten Grundlagen unserer Kenntnis dieses bedeutsamen Organsystemes.

Auf p. 64 dieses Werkes spricht RATHKE folgenden Satz aus:

»*Der wesentlichste Unterschied zwischen dem Kiemenapparate des Ammocoetes und dem der Plagiostomen besteht darin, dass bei jenem nicht 4, sondern 5 ganze Kiemen vorkommen, und dass bei jenem in dem inneren Rande der Kiemen gar keine Knorpel gebildet sind, dafür aber sich in dem äußeren Rande derselben ein System von Knorpeln und Muskeln entwickelt hat, von dem bei den Plagiostomen nur erst sehr schwache Spuren vorhanden sind.*«

Auf p. 83 heißt es dann weiter:

»*Der zu den Kiemendecken der Haifische gehörigen Knorpelstreifen kommen jederseits zwei Reihen vor; die eine derselben befindet sich oberhalb, die andere aber unterhalb der äußeren Öffnungen der Kiemenhöhlen. In jeder Körperhälfte nämlich sind immer je zwei von ihnen*

Digitized by Google

einander gegenüber gestellt, verlaufen parallel mit dem äußeren Rande einer einzelnen Kieme, sind mit der fibrösen Platte derselben fest verbunden, begrenzen diese Platte nach außen, und stehen, wo die ihnen zunächst befindlichen äußeren Öffnungen der Kiemenhöhlen liegen, mehr oder weniger von einander entfernt. Die Zahl dieser Knorpel ist jedoch nicht in allen Arten der Haifische dieselbe. In Squalus acanthias z. B. sind nicht bloß alle ganze Kiemen, sondern auch die halbe Kieme damit versehen; in Sq. galeus dagegen, dessgleichen bei Sq. canicula und Sq. stellaris fehlen sie der halben und der hinteren ganzen Kieme.

»*Die Knorpel der oberen Reihe reichen beinahe bis an die Wirbelsäule und sind hier am breitesten: die der unteren Reihe aber endigen sich in einiger Entfernung von der senkrechten Mittelebene des Körpers, besitzen an ihren unteren Enden die größte Breite, und sind mittels dieser Enden verschiedenen Theilen des Körpers angeheftet. Bei Sq. galeus z. B., dessgleichen bei Sq. canicula und stellaris sind diese Enden mit den fibrösen Scheiden verbunden, die von unten her diejenigen Muskeln bekleiden, welche vom Gürtel der Brustflossen zu den untersten Segmenten der knorpligen Kiemenbogen sich hin begeben. Bei Sq. acanthias dagegen ist das hinterste, oder das fünfte Paar jener Knorpelstreifen unmittelbar an den Gürtel der Brustflossen, das vierte und dritte Paar an die fibröse Umkleidung des Herzbeutels, das zweite und vorderste Paar aber, wie bei Sq. galeus, an einige fibröse Muskelscheiden geknüpft. Weder bei dem einen noch bei dem anderen Haifische aber habe ich gefunden, dass jene Knorpelstreifen oben an die Wirbelsäule, oder unten an die knorpligen Kiemenbogen durch besondere Bänder angeheftet wären.*

»*Was die Form der in Rede stehenden Theile anbelangt, so ist dieselbe sehr einfach, und es wäre darüber nur noch dies zu bemerken, dass ein jeder mehrmals schwach gebogen ist und zwar bei Sq. galeus, stellaris und canicula zweimal, bei Sq. acanthias aber dreimal.*

»*Außer den soeben beschriebenen Knorpeln liegen innerhalb der Kiemendecken noch besondere Schichten von Muskelfasern, und auch von diesen findet sich bei den Grätenfischen noch keine Spur vor. Eine solche Schicht geht von jedem jener Knorpel, und das jederseits sowohl in der oberen als in der unteren Hälfte des Körpers, schrüg nach hinten und zu dem Gürtel der Brustflossen, und die oberen wie die unteren dieser Schichten decken sich von vorn nach hinten einander mehr oder weniger. Dann aber kommt zu diesen Schichten jederseits oben wie unten noch eine andere hinzu. Die der unteren Körperhälfte entsteht breit von dem*

Digitized by Google

Zungenbeinbogen und schickt ihre strahlenförmig auslaufenden Fasern zum Theil nach innen gegen die gleiche Schicht der anderen Seite, zum Theil, indem sie die nächstfolgende, oder die vorderste der oben angegebenen Schichten etwas deckt, gegen den Gürtel der Brustflossen. In der oberen Hälfte des Körpers aber geht jederseits eine ähnliche Schicht vom Quadratknorpel aus, und heftet sich gleichfalls an den Gürtel der Brustflossen an. — Offenbar geht der Zweck dieser Muskeln dahin, den Respirationsapparat zu verkürzen und zu verengen, der Zweck der Knorpel aber, die zu dem äußeren Rande der Kiemen gehören, dahin, theils Insertionspunkte für die meisten der so eben beschriebenen Muskeln darzubieten, theils auch die Platten, unter deren Form die Kiemen der Haifische erscheinen, zu spannen, und durch ihre Elasticität den ganzen Kiemenapparat, wenn bei der Athmung jene Muskeln in ihrer Wirkung nachgelassen haben, zu erweitern.

»Bei den Rochen haben sich die Kiemendecken nach demselben Typus, wie bei den Haien, gebildet, auf dieselbe Weise, wie bei diesen, mit den Kiemen verbunden und auch eine ähnliche innere Ausbildung, wie bei ihnen, erhalten. Um nicht unnöthigerweise hier viel Worte zu machen, will ich jetzt nur die Knorpel beschreiben, die ich auch in den Rochen, und namentlich in Raja aquila, auf den äußeren Rändern der Kiemen gefunden habe. Ihrer kommen jederseits 4 Paare vor, und diese stehen mit den vier ganzen Kiemen in Verbindung. Jede solche Kieme nämlich besitzt zwei von jenen Knorpeln, und der eine von ihnen befindet sich in der oberen, der andere in der unteren Hälfte des Körpers, beide aber stehen sehr weit von einander ab. Die oberen Enden der oberen Knorpel stützen sich auf die obersten Segmente der Kiemenbogen, die unteren Enden der unteren dagegen auf die breite und überhaupt sehr große Platte, welche sich zwischen den unteren Enden der vorderen Kiemenbogen befindet. — Was endlich die Größe und Form dieser Theile anbelangt, so sind sie alle in beiden Rücksichten sich höchst ähnlich, und ein jeder von ihnen stellt eine dünne Platte dar, die nur eine mit dem äußeren Rande der Kieme, dem sie angeheftet ist, correspondirende Krümmung hat, nicht aber etwa, wie in den Haien, seitwärts geschwungen ist, und die als ein lang ausgezogenes Dreieck erscheint, dessen Spitze nach außen, dessen Basis aber der senkrechten Mittelebene des Körpers zugekehrt ist. Wegen ihrer zum Theil nicht unbeträchtlichen Breite endlich liegen sowohl die oberen als die unteren einer jeden Seitenhülfte an ihrem inneren Ende einander dicht an, so dass es auf den ersten Blick scheint, als wären sowohl jene, als diese, an dem erwähnten Ende unter einander völlig verschmolzen. Bei andern Rochen dagegen habe ich diese

Digitized by Google

Knorpelstreifen zugleich vermisst, namentlich bei Raja rostrata, Raja Miraletus und Torpedo marmorata. Statt ihrer fand ich nur sehr dünne fibröse Bänder.

»*Ein ähnlich wie in den Haien und etlichen Rochen gelagertes und die Kiemen umgebendes System von Knorpeln findet man auch bei Ammocoetes und den Petromyzen*[1]. *Nur ist dieses System in den erwähnten Cyclostomen weit mehr als in den oben genannten Plagiostomen ausgebildet: und in dieser größeren Ausbildung desselben liegt wohl ohne Zweifel die Ursache, dass sich bei den Cyclostomen innerhalb der Kiemen kein solcher Skelettheil erzeugt und entwickelt hat, der den Kiemenstützen der übrigen Fische entspräche.*

»*Bei Ammocoetes findet man in jeder Körperhälfte und zunächst hinter dem Kopfe, von oben nach unten verlaufende, auf einander folgende, mehrfach gebogene und einander parallele Knorpelstreifen, deren jeder den äußeren Rand einer Kieme umgiebt und innig mit ihm verbunden ist. Von der Mitte seiner Länge ferner sendet ein jeder zwei mäßig lange, nicht weit von einander abstehende und einander fast parallele Fortsätze nach vorn hin, mittels deren er die vor ihm liegende äußere Kiemenöffnung von oben und unten umfasst, nicht aber auch die vor ihm liegenden Knorpelpartien erreicht. Alle diese senkrechten Knorpelstreifen sind oben mit dem Stamme der Wirbelsäule verschmolzen, unten aber in jeder Seitenhälfte des Körpers mit einem langen, bandförmigen und vielfach, obschon nur mäßig stark geschwungenen Knorpel, der vom Schädel, mit dem er durch Fasergewebe verbunden ist, bis zu dem hintersten jener senkrechten Knorpel verläuft, und dem der anderen Seitenhälfte abwechselnd mehr und weniger genähert ist. Eine Andeutung eines solchen Verbindungsstreifens kommt auch schon bei Squalus acanthias vor, indem bei diesem Fische jederseits schon einige von den unteren Knorpelstreifen der Kiemendecken unter einem Bogen in einander übergehen.*

»*Mehr noch ausgebildet, als bei Ammocoetes, ist das die Kiemen umgebende Knorpelsystem bei den Petromyzen. Die beiden Querfortsätze nämlich, die ja von dem einen der senkrechten Knorpel gegen den andern hin laufen, stehen nicht, wie bei Ammocoetes, von diesem ab, sondern erreichen ihn, und sind mit ihm verschmolzen. Die beiden langen Knorpelstreifen ferner, die bei Ammocoetes an der unteren Seite des Körpers verlaufen und die senkrechten Knorpel jeder Seitenhälfte unter*

[1] Zu Rathke's Zeiten wusste man noch nicht, dass *Ammocoetes* die Larvenform von *Petromyzon* ist.

Digitized by Google

einander verbinden, kommen zwar auch noch bei Petromyzon Planeri vor, stehen hier ebenfalls abwechselnd mehr und weniger weit von einander ab, und sind hier auch mehrfach geschwungen: bei Petr. fluviatilis jedoch und Petr. marinus kommt an Stelle dieser beiden nur ein einziger, aber breiterer Knorpelstreifen vor, wodurch nun die Knorpel beider Seitenhälften unter einander verbunden sind. Dagegen ist bei Petromyzon fluviatilis und Planeri ein jeder der sieben senkrechten Knorpel, mit Ausnahme nur des hintersten, in drei besondere und durch Fasergewebe nur lose unter einander verbundene Glieder zerfallen, von denen das mittlere das größte ist, und zu dem die oben angegebenen Querfortsätze gehören.

»Augenscheinlich ist das Knorpelsystem der Cyclostomen, das ich soeben beschrieben habe, am nächsten mit demjenigen verwandt, welches die Kiemen der Haifische umfasst. Dafür spricht theils die Lage, theils auch die Verbindung derselben mit anderen Körpertheilen. Denn einige Theile dieses Systemes, und zwar die wesentlichsten, sind, wie die erwähnten Knorpelstreifen der Haifische, mit dem äußeren Rande der Kiemenplatten verbunden und haben eine senkrechte Stellung; sie alle werden ferner von Muskeln, die zur Biegung des Körpers bestimmt sind, bedeckt; und endlich sind auch die des hintersten Paares in den Petromyzen wie in Squalus acanthias, mit der knorpligen Kapsel des Herzens verschmolzen.

»Wie in den Plagiostomen sind auch bei Ammocoetes und den Petromyzonten die Knorpel der Kiemendecken durch Muskeln unter einander verbunden, und diese Muskeln dienen ebenfalls dazu, die Athmung zu vollführen, und zwar ebenfalls nur die Exspiration oder die Austreibung des Wassers aus den vielen Höhlen, die von den Kiemen und deren sehr zusammengesetzten Decken umschlossen werden. Alle diese Muskeln sind jedoch auf eine ganz andere Weise gelagert und verbunden, als bei den Plagiostomen. Sie liegen nämlich nicht außerhalb der Knorpel der Kiemendecken, sondern innerhalb derselben, verlaufen nicht schräg von vorn nach hinten, sondern geradewegs von oben nach unten, sind oben an die Wirbelsäule, unten aber an den Knorpelstreifen, der alle Knorpel jeder Seite unter einander verbindet, angeheftet, und es liegt jederseits nicht ein Theil von ihnen in der oberen, ein andrer Theil in der unteren Körperhälfte, sondern alle Fasern gehen ununterbrochen aus der oberen in die untere Körperhälfte über, so dass jederseits nur eine einzige Reihe solcher Muskelschichten vorhanden ist. Übrigens aber ist in jeder Seitenhälfte des Körpers immer je eine solche Schicht zwischen je zweien Kiemen, und überdies noch eine solche Schicht vor der vorderen halben Kieme

Digitized by Google

ausgespannt, so dass also bei Ammocoetes und bei den Petromyzen 7 Paare dieser Schichten vorhanden sind.«

Zum Schluss dieser Darstellung erwähnt RATHKE noch, dass zwischen der Cutis und den Knorpeln des Kiemenapparates sowohl bei *Ammocoetes* wie bei *Petromyzon* die großen Leibesmuskeln liegen, welche durch die Kiemenlöcher und -gänge in einen dorsalen und ventralen Abschnitt geschieden sind, mit der Bewegung, Öffnung und Verschluss der Kiemenlöcher nichts zu schaffen haben, vielmehr die schlängelnde Leibesbewegung vollziehen helfen.

Auf RATHKE folgt CUVIER's Darstellung in der von DUVERNOY besorgten und im Jahre 1840 publicirten zweiten Ausgabe der »Leçons d'Anatomie Comparée de CUVIER«, wo es Tom. VII p. 307 heißt:

»*Côtes sternales et vertébrales. Pour compléter la description de la charpente branchiale des Squales nous devons indiquer ici de petits arceaux cartilagineux, au nombre de trois, qui sont attachés sous les tégumens de la face inférieure du corps, à la circonférence du diaphragme musculo-tendineux, qui sépare les deux séries de lames de la deuxième, troisième et quatrième branchie. Leur extrémité inférieure, celle qui s'approche de la ligne moyenne, est épaisse et fourchue. L'autre s'est effilée et trés-mince; elle atteint à peine la partie inférieure de l'orifice branchial.*

»*Je les ai observés dès 1804, dans les Roussettes et l'Émissole, et dans ce dernier, j'en ai vu de semblables entourant la circonférence des branchies du côté supérieur. Celles-ci seraient des rudiments de côtes vertébrales, tandis que les premiers sont des vestiges de côtes sternales.*

»*Cet appareil, qui parait ici pour la première fois dans la classe des poissons, s'y montre à l'état rudimentaire; nous le retrouverons plus complet dans les Suceurs.*«

Weiter heißt es auf p. 313:

»*Les Suceurs s'éloignent beaucoup de tous les autres poissons par la charpente de leurs branchies, qui est ici entièrement extérieure. Il n'y a plus d'arceaux cartilagineux sur lesquels viendraient s'appuyer les lames branchiales, ni des rayons de même nature qui divergent, dans les Sélaciens, de la convexité de ces arcs vers la circonférence des branchies.*

»*Les petites côtes branchiales des Squales sont fort développées dans les Suceurs et forment une espèce de cage thoracique très remarquable, qui a pour effet de soutenir les parois des poches branchiales et de maintenir ces cavités développées.*«

Digitized by Google

Es wird dann der Skelettapparat der *Ammocoetes* und *Petromyzon* im Anschluss an RATHKE's frühere Monographien beschrieben und hinzugefügt (l. c. p. 314):

»*Les analogies de cette cage branchiale n' ont pas été expliquées de la même manière par les anatomistes. Nous venons de la décrire avec Mr. Cuvier comme un développement des côtes branchiales. C'est aussi l'opinion de Mr. Rathke.*« (?)

JOHANNES MÜLLER hat in seiner »Vergl. Anatomie der Myxinoiden« die Erörterung dieser Fragen nicht ausführlich vorgenommen; dass er aber die Anschauungen RATHKE's theilt, geht aus seinen Definitionen der verschiedenen Ordnungen der Fische hervor. So sagt er von den Plagiostomen: »Kiemen am äußeren Rande angewachsen. Sie haben in der Regel in den Bedeckungen der Kiemen eigne Knorpelstücke im Fleisch.«

Und von den Cyclostomen: »Knorpelskelett ohne Rippen, ohne wahre Kiefer; keine Brust- und Bauchflossen; keine wahren Kiemenbogen oder innere Kiemenstützen; zuweilen äußere Knorpel zur Decke der Kiemen.«

Damit ist also die Annahme der RATHKE'schen Anschauungen vollkommen ausgedrückt.

Es folgen GEGENBAUR's »Grundzüge der vergl. Anatomie 2. Auflage 1870«. In diesem Werke heißt es auf p. 665:

»*Bei den Cyclostomen besteht das Visceralskelett aus complicirteren Knorpelleisten, die jederseits sowohl oben an der Seite des Rückgrates, als unten unter sich in Zusammenhang stehen. Ihre oberflächliche Lagerung lässt sie als äußeres Kiemengerüste bezeichnen; von diesem sind auch noch bei Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden, obgleich bereits ein anderer innerer Stützapparat besteht. Der letztere wird von da durch die ganze Reihe der Wirbelthiere ausschließlicher Reprüsentant des Visceralskeletts.*«

Und auf p. 670:

»*An dem hiervon (nämlich dem Kiemengitter des Amphioxus) ganz verschiedenen Kiemengerüste der Cyclostomen ist abgesehen von der knorpligen Beschaffenheit eine Sonderung der Bogen in einen dorsalen und einen ventralen und endlich einen dazwischen liegenden Theil bemerkenswerth. Nur an letzterem besteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen diesen drei Theilen. Die mittleren Stücke sind bei Petromyzon sämmtlich über und unter den äußeren Kiemenöffnungen unter einander verbunden, und stellen ein für letztere bestimmtes Gerüste her.*

Digitized by Google

Vom letzten der 8 Bogen geht eine in Strahlen auslaufende Knorpelplatte medianwärts, und umfasst den Herzbeutel.

»*Von diesem complicirten Apparate sind die oben und unten unter einander durch eine Längsleiste vereinigten Stücke in das äußere Kiemenskelett der Selachier übergegangen. Wenn man sich jedes dieser Stücke verlängert denkt, erhält man die bei Selachiern vorkommenden Verhältnisse. Daraus erklärt sich zugleich, wesshalb jene Bogen bei Selachiern nicht aus einem Stücke gebildet werden, dass sie vielmehr getrennt sind, und dass ihre beiden Theile an einander vorüberlaufen. Dies äußere Kiemenskelett ist bei den Rochen verschwunden. Bei Haien hat es Rathke beschrieben von Acanthias, Galeus, Scyllium. Ich finde es sehr entwickelt bei Zygaena und Heterodontus.*«

Gegenbaur acceptirt also *sans façon* die Rathke'sche Auffassung, ohne nach einer neuen Begründung sich umzusehen.

Zwei Jahre später, in 1872, publicirt er das dritte Heft der »Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere«, enthaltend »das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere«. Darin sind hundert Seiten der Erörterung des Visceralskelettes gewidmet. Gleich in den einleitenden Bemerkungen dieses Abschnittes p. 134 ff. heißt es:

»*Man unterscheidet die hinteren unter sich mehr gleichartigen Bogen, welche das Gerüste der Kiementaschen bilden, als Kiemenbogen, und zwar als innere, da noch ein zwar nicht allgemein verbreitetes System von äußeren Bogen unter der Oberfläche der Septa der Kiementaschen vorkommt.*«

Auf p. 164—166 folgt dann eine längere Auseinandersetzung über die »äußeren Kiemenbogen«. Es heißt dort:

»*Dieser bis jetzt noch sehr wenig bekannt gewordene Theil des Kiemenskelettes wurde von Rathke bei einigen Haien sorgfältig beschrieben, und zwar bei Acanthias, Scyllium und einer als Squalus galeus bezeichneten Art, an deren Identität mit einer Art der Gattung Galeus ich Zweifel hege. Nach Rathke erwähnt Cuvier dieser Skeletttheile von Scyllium und Mustelus. Sonst finde ich derselben nicht weiter gedacht, wie denn namentlich in dem großen Werk über Anatomie der Wirbelthiere von Owen dieses Bogensystem als nicht existirend behandelt wird.*

»*Das allgemeine Verhalten dieser Bogen besteht in Folgendem: Zwei Knorpelstücke, ein oberes und ein unteres, begleiten einen Kiemenbogen derart, dass das obere über dem dorsalen Endgliede des inneren Kiemenbogens beginnend, nach außen über die beiderseitigen Kiemen tritt und*

Digitized by Google

dort seitlich herabgelangend in der zwischen zwei Kiementaschen befindlichen Duplicatur des Integumentes endigt. Das untere Stück beginnt gleichfalls nahe am inneren Kiemenskelette, und zwar in der Nähe der Copularia, und begiebt sich von der Musculatur bedeckt gleichfalls nach außen, um wieder in die erwähnte Hautfalte emporzusteigen. Diese Knorpel finden sich also auf einer Strecke ihres Weges im Septum der Kiementaschen entweder an allen kiementragenden Bogen, auch am Zungenbeinbogen vor, wie bei Centrophorus, oder sie bestehen nur an den ersten vier Kiemenbogen (bei Cestracion, Scymnus, Galeus etc.) oder sie sind nur an einigen dieser Bogen vorhanden.

»Am bedeutendsten finde ich diesen Apparat bei Cestracion entwickelt, den ich desshalb genauer beschreiben will. Die starken gegen ihr Ende zu verjüngten Knorpelstäbe greifen hier fast mit einem Viertel ihrer Länge über einander, auf welcher Strecke sie dicht an einander geschlossen sind. Die oberen beginnen mit einer plattenartigen Ausdehnung, mit welcher sie unter einander zu einem Längsstreifen verschmolzen sind. Mit der Wirbelsäule ergiebt sich kein Zusammenhang; wohl aber ist ein solcher mit den Kiemenbogen erkennbar, da der erwähnte Streifen mittels Bindegewebes dem dorsalen Endstücke der Bogen sich anheftet. Die unteren beginnen mit einer zugespitzten Platte, die, einem Angelhaken ähnlich, nach hinten und außen einen Fortsatz absendet. Erst nach dieser Bildung legt sich der nun drehrunde Knorpelstab der bezüglichen Kieme an. An dem letzten Knorpelstabe fehlt der Haken und der Anfangstheil ist einfach plattenförmig verbreitert.

Bei den andern untersuchten Haien erreichen sich die einem Bogen zugehörigen Stücke nicht mehr, und zwar scheinen die dorsalen die zuerst sich rückbildenden zu sein. Sehr ansehnlich sind die ventralen Stücke bei Scymnus, Galeus, Mustelus und Centrophorus. Bei Galeus liegen die Anfangstheile der ventralen Stücke nach vorn gekrümmt und paarweise an einander geheftet unter dem Stamme der Kiemenarterie und des Bulbus arteriosus.

»Bei Centrophorus calceus sind die Anfänge der Bogen plattenartig verbreitert, bis auf den letzten, der zugespitzt beginnt. Diese Theile liegen ziemlich weit von der Medianlinie, so dass die Verbindung der beiderseitigen nicht zu Stande kommt. Die Platte des dritten und vierten Knorpels ist gabelig getheilt und an der des zweiten besteht ein Ansatz dazu. Dieser Gabeltheilung gedenkt auch Cuvier, der sie jedoch als eine allgemeine Einrichtung anzusehen scheint. Schon bei Centrophorus granulosus sind die plattenförmigen Anfangsstücke der unteren Bogen mit der Andeutung einer Theilung versehen. Spinax besitzt obere und

Digitized by Google

untere Spangen am ersten bis vierten Kiemenbogen, die unteren erstrecken sich bis über die Mitte der Kiemen hinauf, die oberen sind viel schwächer und kürzer. Nicht unbedeutend sind die Spangen bei Prionodon, wo die ventralen die dorsalen nur wenig an Größe übertreffen.

»*In geringerer Entwicklung bestehen die äußeren Bogen bei Hexanchus, nur die unteren besitzen noch ein ansehnliches Volum. Weniger sind diese bei Heptanchus ausgeprägt.*

»*Bei den Rochen sind diese Bogen vermisst worden*[1]. *Ich finde aber Rudimente der ventralen Bogen bei Rhynchobatus. Sie liegen an der Verbindung der unteren Mittelglieder der Bogen mit den Copularien, und zwar bestehen jederseits vier kleine Knorpelchen für die vier ersten Kiemenbogen. Auch dem Zungenbein kommt ein solches zu, es ist größer als die anderen und läuft in einem vorwärts und auswärts gerichteten Knorpel aus.*

»*Auch bei Trygon sind solch' kleine sehr ungleich entwickelte Knorpelchen vorhanden.*

»*Über die Bedeutung dieser Skeletttheile ist von Cuvier die Meinung geäußert worden, dass die oberen den Rippen, die unteren den Sternocostalstücken entsprächen. Es ist nicht nöthig, dieser Vergleichung mit großem Apparate entgegenzutreten, denn sie widerlegt sich durch die oberflächliche Lagerung, wie durch den Mangel der Continuität der oberen und der unteren Stücke. Wenn aber Cuvier ferner bemerkt, dass in dem äußeren Bogensystem eine Übereinstimmung mit dem Kiemenskelette der Petromyzonten gefunden werden könnte*[2], *so wird dem nur beizustimmen sein. Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntnis eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre, aber in der Lagerung und der Anordnung jener Knorpel, besonders aber in der dorsalen Verbindung der Knorpel (bei Cestracion) ergiebt sich so viel des Verwandtschaftlichen, dass in diesen äußeren Kiemenbogen der Selachier ein von einer den Selachiern und Cyclostomen gemeinsamen Stammform ererbter Theil des Skelettes gesehen werden kann. Die Veränderungen dieses Theiles sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.*

---

[1] Gegenbaur scheint übersehen zu haben, dass Rathke sie ausführlich von *Raja aquila* beschreibt, l. c. p. 85, oben Seite 122.

[2] Wir haben oben gesehen, dass Cuvier nicht der Urheber dieser Auffassung ist, sie vielmehr von Rathke entlehnt hat.

Digitized by Google

Dass nur die Haie die entwickeltere Form, wenn auch nur in einigen Gattungen, besitzen, während bei den meisten Rückbildungen bestehen, dass ferner bei den Rochen nur in wenigen Gattungen Rudimente des Bogensystems vorkommen, indess die andern auch dieser entbehren: dies ist wieder für die Stellung der Selachier zu den Ganoiden und Teleostiern bemerkenswerth. Indem den Selachiern eine Anzahl zuweilen sehr ansehnlicher Skeletttheile zukommt, die auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Cyclostomen schließen lassen, wird dieses Verhältnis da als ein entfernteres sich darstellen, wo von jenem Skelette keine Spur existirt. In diesem Falle sind die lebenden Ganoiden und Knochenfische, die also auch hierin als weiter differenzirte, von dem mit den Selachiern gemeinsamen Ausgangspunkt entfernter stehende Abtheilungen erscheinen.«

Und noch weitere Folgerungen nach anderer Richtung knüpft GEGENBAUR an die hier verhandelten Verhältnisse, wenn er in seinem Aufsatz »Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere« (Morpholog. Jahrbuch II, p. 416 und 417) sagt:

»*Leitet sich das Archipterygium von einer im Kiemenskelett vorhandenen Bildung ab, und darf der Gliedmaßengürtel als ein aus einem ursprünglichen Verbande gelöster, mit inneren Kiemenbogen homodynamer Bogen betrachtet werden, so schließen sich die gesammten Gliedmaßen der Wirbelthiere morphologisch dem Kiemenapparate, ihr Skelett dem Kiemenskelett an. Dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann*[1] *(??), dass aber eben so der gesammte Apparat der inneren Kiemenbogen sammt deren Derivaten fehlt, ist gewiss nicht ohne Bedeutung.*«

Schließlich ist noch der Angaben BALFOUR's zu gedenken, der sich in seiner »Comparative Embryology II, p. 68 u. 69« folgendermaßen ausspricht:

[1] Ob in der That jede Spur dieser Gliedmaßen bei den Cyclostomen fehlt, wollen wir dahingestellt sein lassen; eine spätere »Studie« wird sich mit dieser Frage beschäftigen. Mir erscheint es aber als ein unbegründetes Vorurtheil, dass alle Rückbildungen von Organen »Spuren« hinterlassen müssten. Auf welche physische Nothwendigkeit sollte sich ein solches Gesetz gründen? Warum soll nicht ein Organ bis auf die letzte Spur nicht nur in erwachsenen, sondern auch in den sich entwickelnden Individuen verschwinden können? Nur um den Phylogenetiker vor Irrthümern zu schützen? Es wäre sehr hübsch, wenn die Natur solche Rücksichten genommen hätte: manche schlimme phylogenetische Theorie wäre dann wohl nicht gedruckt worden. In der That hinterlässt die Natur Spuren aller Organe, die sie einmal geschaffen hatte, — aber diese Spuren sind nicht immer mittels Scalpells oder Linsensystems nachzuweisen, — ihre Wahrnehmung gelingt meist nur durch einen gut gehandhabten Apparat von Deductionen.

Digitized by Google

»*Dohrn was the first to bring into prominence the degenerate character of the Cyclostomata. I cannot however assent to his view that they are descended from a relatively highly-organized type of fish. It appears to me almost certain, that they belong to a group of fishes in which a true skeleton of branchial bars had not become developed, the branchial skeleton they possess being simply an extra-branchial system; while I see no reason to suppose that a true branchial skeleton has disappeared. If the primitive Cyclostomata had not true branchial bars, they could not have had jaws, because jaws are essentially developed from the mandibular branchial bar.*«

Dass Rathke, Cuvier und Johannes Müller so urtheilten, ist schließlich noch begreiflich, da keinem von ihnen embryologische Untersuchungen zu Gebote standen. Immerhin hat Rathke auf beträchtliche Verschiedenheiten in der Lagerung und gegenseitigen Disposition der Knorpel und Musculatur bei Haifischen und Petromyzonten hingewiesen. Auch Gegenbaur hat, getreu seinem Standpunkt, der vergleichenden Anatomie und ihrer Methodik einen sehr hohen, gelegentlich sogar höheren Werth beizumessen, als der Ontogenie (siehe Kopfskelett der Selachier p. 299—301), sich begnügt, vermeintliche Ähnlichkeiten der Lagerung und Beziehungen herbeizuziehen und dadurch die von seinen Vorgängern überkommenen Anschauungen ins Extrem auszubilden, — wobei denn wohl auch die *Amphioxus-Tunicaten*-Ursprungstheorie ihren sehr entscheidenden Einfluss geäußert hat.

Von Balfour aber muss es Wunder nehmen, dass er nicht den wahren Thatbestand erkannt hat, und wohl nur die Überhäufung mit Arbeit hat ihn verhindert, bei seinen vergleichenden embryologischen Untersuchungen der Selachier und Petromyzonten den verhängnisvollen Irrthum einzusehen, den seine Vorgänger machten, und der ihn nun auch in der verkehrten Theorie über die gegenseitigen Abstammungsbeziehungen der Selachier, Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten bestärkt hat.

Nach den oben gegebenen Darstellungen über die factische Entwicklung der »äußeren Kiemenbogen« dürfte es kaum mehr erforderlich sein, die Fehler jener Autoren im Einzelnen nachzuweisen. Aber es erscheint mir doch aus allgemeinen Gründen nicht unzweckmäßig, an diesem Beispiel den Beweis zu liefern, auf was für Grundlagen man bisher das Gebäude der Wirbelthiermorphologie mit solcher Sicherheit aufführen zu können vermeint hat, dass es in allen Hand- und Lehrbüchern wiederholt und mit dem Scheine des *Κτῆμα εἰς ἀεὶ* umgeben werden konnte.

Digitized by Google

Die Behauptung, dass von dem vermeintlichen »äußeren Kiemengerüste der Cyclostomen auch noch bei den Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden seien, obgleich bereits ein anderer innerer Stützapparat bestehe«[1], involvirt eine Reihe bedenklicher Annahmen und methodologischer Versäumnisse. Dieselben bestehen darin, dass für möglich gehalten wird, es könne ex novo, von keiner präformirten Basis aus, in einem Kiemenapparat, der bereits sehr complicirte Knorpelbildungen besitzt, wie der der Petromyzonten, ein System neuer Knorpel entstehen, welches nicht nur die alten vollständig zu verdrängen im Stande wäre, sondern auch eine solche Bedeutung gewönne, um in serialer Wiederholung aus sich Skeletttheile von der allumfassenden Bedeutung der Kiefer, des Schulter- und Beckengürtels hervorgehen zu lassen. Wenn solche Annahmen ohne Weiteres erlaubt sind, so hört in der That alle Verpflichtung auf, die Ursprünge einzelner Organe und Körpertheile durch Umbildungen nicht durch Neubildungen zu erklären, und die Feststellung der Homologieen, die in den letzten Jahrzehnten fast den gesammten Inhalt der vergl. Anatomie ausmachte, wird ein willkürliches Spiel.

Man hätte sich fragen müssen: welche Function wird denn einen so mächtigen Knorpel wie den sogenannten inneren Kiemenbogen, ins Leben rufen? Offenbar doch nur Muskelcontractionen. Welcher Art aber hätten die Muskelcontractionen sein müssen, die aus indifferentem Bindegewebe einen Knorpelbogen von der Gestalt der Kiemenbogen hervorgehen lassen? Welche Muskeln waren groß und stark genug, um eine solche Leistung zu übernehmen? Die Antwort könnte nur die sein, dass es die großen Körpermuskeln selber gewesen seien. Die Frage verändert sich aber dann zu der folgenden Gestalt: hatten denn die Cyclostomen nicht dieselben Muskeln, wie die Vorfahren der Selachier? Warum entstanden denn bei ihnen keine inneren Kiemenbogen, vielmehr nur die sogenannten äußeren? Und weiter: wenn die Körpermusculatur an dem vorderen Theil des Körpers solche Knorpelspangen hervorbrachte, — schuf sie deren nicht auch am übrigen Körper? Darauf erfolgt die Antwort, dass die sogenannten unteren Bogen resp. die Rippen die Repräsentanten dieser Knorpel seien. Die Gegenfrage lautet wiederum: warum haben denn die Cyclostomen keine Rippen und keine unteren Bogen? warum kommen sie ohne dieselben aus, während sie doch eine mächtige Musculatur besitzen? Die Antwort sucht man bis heute vergebens, wohl aber trifft man überall die Behauptung, die Cyclo-

[1] Gegenbaur, Grundzüge pag. 665.

Digitized by Google

stomen hätten eben noch keine Rippen gebildet, woraus denn nach den obigen Antworten (die man ausführlicher bei GEGENBAUR, Kopfskelett der Selachier pag. 256 nachlesen kann) natürlich folgt, sie hätten auch keine inneren Kiemenbogen gebildet, und woraus dann wieder folgt, sie hätten keine Kiefer und keinen Schulter- und Beckengürtel haben können.

Bedenkt man nun aber, welche gewaltigen Zeiträume für die Entstehung eines so großen Apparates, wie der unteren Bogen, erforderlich gewesen sein muss, — ganz abgesehen davon, dass sich gar keine Ursache erfinden lässt, die ihn hervorrief, wenn es möglich war, dass solche Thiere wie die Cyclostomen ohne ihn auskamen, — welche Zeiträume ferner die vorausgesetzten Umbildungen derselben in einen Kiemenbogenapparat erforderten (falls diese Umbildung in der That richtig wäre, was sie nicht ist, wie weiter unten gezeigt werden soll), und wie dann erst wieder hieraus Zungenbein, Kiefer, Schultergürtel und Beckengürtel mit all den daran befindlichen Organen sich ausbildeten, so macht es einen geradezu wunderbaren Eindruck, behaupten zu hören: die »äußeren Kiemenbogen« der Selachier seien der letzte Rest des Knorpelskeletts der Petromyzonten. »Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntnis eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre,« heißt es freilich; aber worauf gründet sich denn diese ganze Theorie? »Die Veränderungen des von einer den Selachiern und Cyclostomen gemeinsamen Stammform ererbten Theiles des Skelettes sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.« Es wäre interessant, zu hören, welches Gemeinsame vorausgesetzt wird.

Doch es ist nutzlos, die Haltlosigkeit dieser Auffassung durch immer eingehendere Aufdeckung ihrer Widersprüche noch weiter zu erweisen. Es liegt eben ein grundsätzlicher Fehler in der Behandlung der ganzen Frage vor, — und nicht bloß dieser Frage allein, — welcher darin besteht, sich die Organisation jedes Thieres — und darum auch die aller construirten oder construirbaren Vorfahren — nicht zu jeder Phase seiner individuellen Existenz, als lebend und im Gebrauch aller bei ihm vorhandenen, vorausgesetzten oder postulirten Organe vorzustellen, jedes Organ aber in steter Wechselwirkung mit allen übrigen desselben Körpers und im Zusammenhang mit der Lebensweise des Thieres zu denken. »Lagerung und Anordnung« einzelner Körpertheile sind ja gewiss Kategorien, welche für viele Fragen der Morphologie von größter Bedeutung sind, aber selbst bei gewissenhaftester Handhabung können sie für sich allein nicht den Ausschlag geben. Wäre

Digitized by Google

statt dieser sogenannten »vergleichenden« Untersuchung die Embryologie consultirt worden, so hätte sich die Natur der »äußeren« Kiemenbogen als terminaler, dorsaler und ventraler Knorpelstrahlen sofort ergeben; es hätte sich ferner ergeben, dass sie geradezu die spätesten Knorpelbildungen sind, welche in jedem Visceralbogen auftreten, und dass der innere Kiemenbogen schon längst besteht, ehe der »äußere« das vermeintliche Erbstück uralter Vorfahren, überhaupt gebildet wird. Die Möglichkeit solcher embryonalen Untersuchung war vollkommen da zur Zeit, als das »Kopfskelett der Selachier« erschien, denn schon im folgenden Jahre unternahm BALFOUR seine Untersuchungen an Haifischembryonen, die er freilich nicht so weit führte, um die Entstehung des Knorpelskelettes zu eruiren. Eben so hätte die genaue Untersuchung der Entstehung des Kiemenskelettes der Petromyzonten vorangehen sollen, ehe man sich entschloss, es mir nichts dir nichts zu einem sogenannten extrabranchialen zu stempeln, — man würde dann gesehen haben, dass die Kiemenknorpel der Petromyzonten wahre innere und nicht sogenannte äußere sind, dass ihre Visceralbogen in fast allen Beziehungen sich mit denen der Selachier homologisiren lassen und dass die Unterschiede sich sehr leicht begreifen, wenn man die verschiedene Lebensweise in Betracht zieht. Diese beiden embryologischen Untersuchungen durfte man nicht unterlassen, bevor man sich für berechtigt hielt, so weitgreifende Folgerungen auszusprechen; und sie würden, objectiv angestellt, vor vielen anderen Missgriffen bewahrt haben. Das wird erst vollkommen klar werden, sobald in einem der folgenden Aufsätze die Differenzirung der Visceralbogen der Petromyzonten zur Darstellung gelangen wird. —

Ich gehe nun über zur Beschreibung der

4. Differenzirung der Kiemenblättchen und der sogenannten äußeren Kiemenfäden der Selachier.

Der Beginn der eigentlichen Kiemenbildung findet statt, sobald die ersten vier Kiemenspalten durchgebrochen sind, und auch die Mundspalte geöffnet ist. Man erkennt dann an dem ersten wahren Kiemenbogen, auf seiner nach hinten und außen gerichteten, stark abgerundeten Kante eine halbkuglige Vorwölbung der äußeren Epithelschicht, welche ziemlich auf der Mitte, — der Höhe des Visceralbogens nach gemessen, — sich findet. Diese halbkuglige Vorwölbung des Epithels

Digitized by Google

ist aber nicht leer, vielmehr ist sie zunächst auf der Innenseite umgeben von einer Schicht Mesodermzellen, und diese wiederum wird nach außen, gegen die Epithelschicht gedrängt durch eine kleine Ausbuchtung des ursprünglichen Gefäßbogens, in dessen nächster Nähe also die erste Bildung der Kiemen stattfindet (Taf. 5 Fig. 1, 2, 3).

Sobald diese erste Vorwölbung am vordersten Kiemenbogen stattgefunden hat, beginnt sie auch am nächstfolgenden in derselben Weise, und gleichfalls in unmittelbarer Anlagerung an den Gefäßbogen. Gleichzeitig mit dieser entsteht am ersten Kiemenbogen eine zweite Vorwölbung des Epithels, dicht unterhalb der ersten, also nach dem Bauche zu. Auch diese zeigt die gleiche innere Auskleidung mit Mesodermzellen, und eine Ausbuchtung des Gefäßbogens.

Dieselbe Bildung schreitet nun auch hinten weiter fort, indem allmählich immer mehr Ausstülpungen an ein und demselben Visceralbogen entstehen, und zugleich nach hinten fortschreitend weitere Bogen in Angriff genommen werden.

Während das aber geschieht, bleiben die ersten Ausstülpungen in ihrer Bildung nicht stehen, vielmehr verlängern sie sich zu kleinen Säcken (Taf. 5 Fig. 3, 4, 6). Gleichzeitig macht sich auch die erste Differenzirung der Blutbahn geltend. Die kleine Ausbuchtung, welche vom Gefäßbogen gegen die Ausstülpung des Kiemenblattes sich richtet, — und diese Ausbuchtung ist das Punctum saliens, so wie das Primum movens des ganzen Processes, — verlängert sich gleichfalls; dabei ist natürlich von einer Gefäßwand noch keine Rede, wohl aber ist die Contur des Gefäßbogenlumens eine glatte, d. h. die Zellen des Mesoderms, die es umgeben, ordnen sich alle derart, dass ihre Kerne nach außen, nicht nach innen gegen das Lumen vorspringen, ja diese Kerne nehmen eine längliche Gestalt an, und ihr Längsdurchmesser liegt niemals radial gegen das Lumen vielmehr parallel oder als Tangente auf dasselbe. Die Bewegung der wenigen Blutkörperchen, die in diesen Anfangsstadien durch die Gefäßlumina hindurchgleiten, wird so nicht gehemmt.

An der Spitze der verlängerten Ausstülpung macht sich nun bemerklich, dass nach hinten zu eine kleine Lücke in dem umgebenden Mesodermgewebe entsteht, dass diese Lücke sich in den Visceralbogen fortsetzt und neben und hinter dem ursprünglichen Gefäßbogen sich in paralleler Richtung mit demselben erhält, und ähnliche Seitenströme aus den weiter nach unten folgenden Kiemenblattausstülpungen empfängt. Dies ist der Anfang des Venensystems der Visceralbogen.

Digitized by Google

Schon ehe diese Bildung des venösen Blutlaufs anfängt sieht man nun auf der Vorderseite jedes Bogens, — und auch hier handelt es sich um ein Fortschreiten vom ersten Kiemenbogen zu den nächstfolgenden — eine Verdichtung des Epithels vor sich gehen gerade an der Stelle, wo der Nerv des Visceralbogen von dem betreffenden Ganglion nach unten sich zieht. Sobald dann der Beginn des hinteren venösen Stämmchens sich markirt hat, fängt an dieser Epithelverdichtung die Ausbildung der vorderen Kiemenblättchen an, freilich etwas tiefer gegen den Bauch zu, als die erste, hintere Reihe; in ihrer Ausbildung folgt sie durchaus dem Gange dieser letzteren.

Auch am Zungenbeinbogen und am Spritzloch wölben sich jetzt diese Ausstülpungen hervor, in all und jedem denen der Kiemenbogen gleich, nur freilich entsteht weder bei dem einen noch bei dem anderen eine vordere Blättchenreihe. Doch davon wird ein späterer Abschnitt handeln.

Die weitere Differenzirung geht nun quantitativ wie qualitativ fort. In ersterer Hinsicht macht sich aber ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Blättern der vorderen und der hinteren Reihe geltend. Während die vorderen niemals mit ihren Spitzen über die Kiemenspaltenränder hinausragen, sich allmählich zu wahren Kiemen*blättchen* ausbilden, — wie nachher noch eingehender dargestellt werden soll, — verlängern sich die hinteren zu den sogenannten Kiemen*fäden*, welche in rapider Entwicklung weit über die Grenze der Kiemenspalten hinauswachsen und in diesem Wachsthum fortfahren, bis beinah gegen das Ende der Embryonalperiode[1]. Die geweblichen Theile, welche an diesem Wachsthum Theil nehmen, sind das Epithel, ferner eine Schicht Mesodermzellen, welche schon ursprünglich in der ersten Ausstülpung der Fäden sich befand, und schließlich die feine Schicht Mesodermzellen, welche von Anfang an die Gefäßlumina umgab, und welche jetzt zu einem wahren Endothel sich ausbildet, also den Gefäßen eine eigene Wandung gewährt.

Da aber mit der sackartigen Verlängerung der ersten Ausstülpung Hand in Hand die Differenzirung einer eignen venösen Blutbahn sowohl im Visceralbogen selbst, wie in den Blättchen und Fäden ging, und diese Differenzirung eben auch zu einer eignen Wandung des venösen Theiles der Gefäße führt, so bemerkt man, dass allmählich zwischen beiden Gefäßen der Kiemenblättchen und Fäden, die Arterie und die Vene, Mesodermzellen eine Brücke, oder, wenn man will, eine Scheidewand bilden,

---

[1] Balfour giebt an, die Kiemen *beider* Reihen bildeten diese langen Fäden (Comp. Embryol. II. p. 51); dies ist aber ein Irrthum: nur die *hintere* Reihe bildet sie.

Digitized by Google

welche allmählich breiter und breiter wird, so dass der Querschnitt eines der hinteren Kiemenfäden beinah einer 8 entspricht, nur mit dem Unterschied, dass der Kreuzungspunkt eine verlängerte Gestalt hat, und aus Mesodermzellen von derselben Art besteht, wie diejenigen sind, welche die Gefäße umgeben und dem äußeren Epithel dicht anliegen. An der Spitze der Kiemenfäden biegt der arterielle Strom in den venösen um, das Lumen der beiden Gefäße ist hier am weitesten.

Im Gegensatz zur Verlängerung der hinteren Kiemenausstülpungen bleiben, wie gesagt, die vorderen immer auf den Innenraum der Kiemenspalte beschränkt.

Bei beiden Reihen macht sich aber bald genug bemerkbar, dass die innere Seite der Ausstülpung näher an dem Visceralbogen verbleibt, wodurch die Basis selbst allmählich breiter wird und jene Gestalt angebahnt wird, welche an den Kiemenblättchen der erwachsenen Selachier bekannt ist. Auch die secundäre Faltenbildung tritt auf, und damit der lacunäre Blutlauf innerhalb dieser Falten.

Das sind Verhältnisse, deren genauere Ermittlung nicht hierher gehört, da kein unmittelbar morphologisches Problem sich daran knüpft.

Wohl aber habe ich über die Verlängerungen der hinteren Reihe, die sogenannten äußeren Kiemenfäden einige Mittheilungen zu machen, die, obschon noch nicht abgeschlossen, doch ein Licht auf ihre Function und damit auf ihre Existenz werfen.

Es haben sich viele Autoren den Kopf darüber zerbrochen, welche Bedeutung wohl diesen langen Fäden zukäme. Man hat sie mit den äußeren Kiemen der Amphibien verglichen und eine Parallelität in so fern zwischen beiden Bildungen aufgestellt, als beide nur eine vorübergehende Existenz, — wenigstens die der Anuren, — haben, und dass sie frei, außen am Körper befindlich seien. Balfour hat in seiner Comp. Embr. II p. 110 u. 116 mit Recht darauf hingewiesen, dass bedeutende Unterschiede in beiden Bildungen bezüglich ihrer Entstehung vorhanden seien. Die langen Kiemenfäden der Selachier seien nur Verlängerungen ursprünglich entodermaler Ausstülpungen, während die äußeren Kiemen der Amphibien unzweifelhaft ectodermalen Ursprungs seien. Ich werde zwar den Werth dieser Unterscheidung gleich weiter besprechen, muss aber meinerseits zugeben, dass die Amphibienkiemen nicht in unmittelbare Beziehung zu den Kiemenfäden der Selachier-Embryonen gesetzt werden dürfen.

Es ist mir nämlich gelungen, die wahre Function der letzteren aufzufinden. Es fiel mir auf, dass bei Embryonen reiferen Alters in den Wurzeln der Venen dieser langen Fäden eine durch Carmin gelbröth-

Digitized by Google

lich gefärbte Masse sich vorfand. Anfänglich hielt ich dieselbe für eine zufällige Erscheinung; als ich sie aber bei höher entwickelten Embryonen regelmäßig und ausschließlich in den Wurzeln und Stämmen der hinteren Kiemenvenen, dann auch in deren Fortsetzungen, also den Aortenwurzeln wiederfand, so fing ich an, der Sache nachzugehen und vermochte sehr bald festzustellen, dass die ganzen äußeren Kiemenfäden mit einer Dotteremulsion angefüllt waren, in welcher die Blutkörperchen nicht nur suspendirt waren, sondern von der jedes sich angefüllt zeigte. Diese Dotteremulsion zeigte sich niemals, — mit Ausnahme des Zungenbeinbogens, worüber später — in den Kiemenarterienstämmen, noch viel weniger im Herzen selber; daraus ging hervor, dass sie erst während des Kreislaufs durch die Kiemengefäße in das Blut gerathen sein konnte. Und da diese Masse niemals in den Venen der vorderen Kiemenblätter sich vorfand, immer aber in denen der hinteren, auch in denen der Spritzlochkieme, so war damit jede andere Provenienz als aus den verlängerten Kiemenfäden ausgeschlossen.

Leider habe ich diese Verhältnisse erst untersucht, als ich kein lebendes Material mehr besaß, muss mir also die Aufklärung des Thatbestandes, wie der Dotter in die Kiemenfäden hineingeräth, vorbehalten. Nur das kann ich noch sagen, dass ich die freien Enden der Fäden mit einer weniger intensiv gefärbten und weniger geronnenen Masse gefüllt fand. Denn als ich Schnitte durch einen eben eingebetteten Embryo machte, zeigte es sich, dass der Inhalt der Fäden an ihrem distalen Ende noch nicht völlig erhärtet war, trotzdem der Embryo in Sublimat getödtet und die übliche Reihe der Alkoholstadien so wie der Öle und Paraffinlösungen durchgemacht hatte. Die Farbe dieser nicht erhärteten Masse war leicht gelblich, ohne röthliche Tinction, während an der Wurzel der Kiemenfäden die Masse eben sowohl consistenter, wie auch durch Carmin geröthet war.

Da ich diese Dottermasse sowohl bei Haien wie bei Rochen vorgefunden habe, und eben so bei eierlegenden, wie bei lebendig gebärenden, so ist anzunehmen, dass diese Function der äußeren Kiemenfäden eine sehr alte ist, und dass sie es wesentlich ist, welche die Existenz dieser merkwürdigen Bildung rechtfertigt.

Ob sie freilich ausschließlich von ihr hervorgerufen, ist eine andere Frage. Wundern muss man sich, dass die Kiemen der vorderen Reihe keinen Antheil an dieser Function nehmen, die doch dabei nur hätte gewinnen können. Es ist übrigens der Mühe werth ausdrücklich festzustellen, dass auch das arterielle Gefäß der Kiemenfäden mit Dotter erfüllt ist; woraus folgt, dass eine Endosmose durch die ganze Peri-

Digitized by Google

pherie der Fäden hindurchgeht. Gleichfalls der Bemerkung werth ist der Umstand, dass die Enden der langen Fäden bei *Raja* und *Torpedo* eine blasenförmige Erweiterung aufweisen, — die vielleicht mit dieser Function in Zusammenhang steht.

Unter allgemeinerem Gesichtspunkte ist hierdurch ein sehr interessantes Beispiel einer Function und Structur geboten, welches der Embryo für sich selber geschaffen hat. Wie die Placentarbildungen nur durch die Bedürfnisse des embryonalen Lebens erzeugt, nicht aber auf phylogenetische Recapitulation von Urzuständen zu beziehen sind, so scheint auch die Dotter-, also Nahrung- aufnehmende Thätigkeit der äußeren Kiemenfäden nur vom Embryo selbst erworben und ausgebildet zu sein. Und da nach Verlauf des Embryolebens diese Bildungen zu Grunde gehen, und die Identität der vorderen und hinteren Kiemenblättchen-Reihen eine vollständige wird, so zeigt es auch an, dass nicht etwa eine Formation früherer Entwicklungsstufen bei den heutigen Selachiern ausgefallen ist.

Es bleibt mir noch übrig hervorzuheben, dass JOHANNES MÜLLER in seiner vielseitigen und an Kühnheit der Auffassungen unerreichten »Vergleichenden Anatomie der Myxinoiden III. Über das Gefäßsystem p. 240« eine Vermuthung J. DAVY's[1] (Philosophical Transactions 1834 p. 2) nicht unwahrscheinlich findet, wonach die langen Kiemenfäden zur Aufnahme von Nahrung dienen. Es heißt dort wörtlich:

»Ein andres ist es mit den fadenartigen Verlängerungen der eigentlichen Kiemen der Embryonen. Indessen ist auch hier die Athemfunction nicht erwiesen. Die eierlegenden Scyllien und Rochen haben im Fötuszustande Kiemenfäden, obgleich die Embryonen in hornigen Schalen eingeschlossen sind. HOME behauptet zwar, dass das Seewasser durch Schlitze Zugang habe. CUVIER bemerkt indess, dass diese Schlitze durch ein Häutchen geschlossen sind. Unter diesen Umständen ist die Ansicht J. DAVY's nicht unwahrscheinlich, dass diese Fäden wenigstens zugleich, wo nicht ganz, zur Absorption von Nahrungsstoffen dienen. Die Embryonen der Plagiostomen, welche im Uterus ausgebrütet werden, saugen, mag es nun durch den Dottersack oder die Kiemenfäden geschehen, einen großen Theil Nahrungsstoffe von außen ein. Denn vor dem Erscheinen des Embryo wog das Ei eines Torpedo nach DAVY's Versuchen 182 Gran, nach dem Erscheinen des Embryo 177 Gran, das Gewicht eines reifen Fötus betrug beinah das Dreifache, nämlich 479 Gran.«

[1] Leider konnte ich diese Stelle nicht auffinden; es scheint im Citat ein Druckfehler vorzuliegen.

Digitized by Google

Nach diesem Excurse über die Bedeutung und Function der äußeren Kiemenfäden der Selachier, will ich noch einen anderen allgemeinen Gesichtspunkt erörtern, welcher sich auf die Natur und den Ursprung der Kiemenblättchen überhaupt bezieht. In seiner Schrift »A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes« sagt BALFOUR p. 211:

»From the mode of development of the gill-clefts, it appears that their walls are lined externally by hypoblast, and therefore that the external gills are processes of the walls of the alimentary tract, i. e. are covered by an hypoblastic, and not an epiblastic layer. It should be remembered however, that after the gill-slits become open, the point where the hypoblast joins the epiblast ceases to be determinable, so that some doubt hangs over the above statement.

»The identification of the layer to which the gills belong is not without interest. If the external gills have an epiblastic origin, they may be reasonably regarded as homologous with the external gills of Annelids; but, if derived from the hypoblast, this view becomes, to say the least, very much less probable.«

Da also auch bei dieser Gelegenheit die Frage ob Anneliden, ob Tunicaten — denn bei letzteren sind die Kiemenspalten essentiell an die Darmwand geknüpft, — sich hervordrängt, so will ich, späteren genaueren Erörterungen vorgreifend, hier schon betonen, dass ich diese Frage in anderem Lichte sehe.

Meines Erachtens sind die Kiemen zunächst weder ecto- noch entodermal, sondern sie sind durchaus dem Mesoderm angehörend. Das, was die Kieme zur Kieme macht, ist ein Blutgefäß, — keine noch so verzwickte Falten- oder Fadenbildung des Ectoderms oder des Darms ist dadurch allein eine Kieme. Von Hause aus mag sowohl die ganze Haut eines Thieres oder auch der ganze Darm respirirend sein: das mag man halten wie man will. Localisirte Athmung ist aber vor allen Dingen an Blutgefäße gebunden, welche durch irgend eine Veranstaltung in möglichst unmittelbaren Contact mit Wasser zu gerathen haben. Wo dieser Contact am leichtesten zu haben ist, da wird eine Kieme entstehen, d. h. es wird ein Blutstrom die Körperwandung, oder die Darmwandung, oder irgend welche andere Canalwand, welche respirables Wasser enthält, vor sich her schieben, um von allen Seiten dem Gasaustausch vorzuarbeiten.

Bei den Fischen — und nicht bei den Selachiern allein — spätere Darstellung der Entwicklung der Teleostierkiemen wird es auch von diesen erhärten, eben so wie von den Petromyzonten, — ist das Primum movens der Kiemenblättchen-Bildungsprocess die Ausstülpung

Digitized by Google

eines Theiles derjenigen Epithelwand, welche sich zunächst dem Gefäßbogen befindet; zugleich mit ihr stülpt sich eine Schicht Mesoderm aus, und innerhalb derselben liegt eine Aussackung des Arterienbogens. Der Process geht von innen nach außen: es entsteht nicht etwa eine hohle Vorwölbung des Epithels, in welche nachträglich Mesodermzellen einwandern und schließlich Blutkörperchen gerathen. Ja bei Teleostiern entsteht sogar erst eine Mesodermschlinge, die aber solid bleibt, und sich mit der benachbarten gegenseitig abplattet, ehe sie das Epithel vor sich hertreibt. Gesetzt nun, die Kiemenspalten wären noch nicht durchgebrochen, die Darmsäcke berührten noch nicht das gerade über sie wegziehende Ectoderm, dies vielmehr buchte sich gegen die Darmsäcke ein: was würde die Folge sein? Der Gefäßbogen würde nach wie vor eine Mesodermfalte vor sich hertreiben, diese würde an das Ectoderm anstoßen, es ausstülpen, — und die Kiemenfäden fingen mit Ectoderm an. Dass es bei den heute wirklich bestehenden Fischkiemen in anderer Reihenfolge zugeht, dass erst Darmsäcke sich bilden, welche das Ectoderm durchbrechen und dass die Gefäßwucherung factisch Entodermüberzüge besitzt, will ich sehr gern zugeben. Aber dass hierdurch eine unübersteigliche Schranke zwischen Fisch- und Anneliden kiemen gezogen, und ihre Homologisirung auf immer abgewiesen sei, das kann ich nicht anerkennen. Die Frage liegt viel complicirter, als dass sie mit einer so simplen embryologischen Beobachtung entschieden werden könnte, zugleich aber bietet sie so weittragende Gesichtspunkte, dass ich ihrer ausführlichen Erörterung erst später näher treten werde.

5. Entstehung und Bedeutung der Thymus der Selachier.

Man könnte es sonderbar finden, dass mitten in die Erörterungen über Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen ein Capitel über die Entstehung und Bedeutung der Thymusdrüse geräth. Zwar ist die Zeit vorüber, wo die Thymus als Mesodermgebilde betrachtet ward, oder wo sie als »Lymphdrüse« in den allgemeinen Topf dieser dunkelsten aller Drüsenbildungen des Wirbelthierkörpers geworfen wurde. Auch der Name »Blutgefäßdrüse«, der all jenen zweifelhaften Gebilden gegeben ward, deren Function, Structur und Entstehung unbekannt war, ist gewichen, und die specielleren Titel »Winterschlafdrüse«, »Fettdrüsen« etc., werden als absonderlich und für die Anschauungen einer vergangenen Periode charakteristisch angesehen, aber nicht mehr

Digitized by Google

ernsthaft erörtert. Die letzten Jahre haben an die Stelle dieser Auffassungen und Vermuthungen eine andere, richtigere gesetzt: die Thymus ist in ihren Beziehungen zum Kiemenapparat erkannt worden, — nur darüber streitet man sich noch, welcher Kiemenspalte sie gleich zu setzen sei, ob der ersten, zweiten, dritten oder vierten. Bei diesem Streit, — KÖLLIKER, STIEDA und BORN sind es hauptsächlich, die als die Autoren dieser Wendung zu betrachten sind — übersieht man aber, dass es auch eine Thymus der Fische giebt, dass dies Organ also gleichzeitig mit allen Kiemenspalten existirt; und da sogar Formen wie *Hexanchus* und *Heptanchus* die Thymusdrüse besitzen, so kann keine Rede davon sein, dass die Thymus aus der Umwandlung irgend einer bestimmten Kiemenspalte hervorgegangen sei, und der Streit darüber, aus der wie vielten? wird von selbst hinfällig.

Wenn aber die Thymus nicht durch die Umwandlung einer Kiemenspalte hervorgegangen ist, welches ist denn ihre Natur und Entstehung?

Darauf soll jetzt die definitive Antwort und damit die Lösung eines sehr alten und viel umworbenen Problems gegeben werden.

Zur Zeit, wenn schon die äußeren Kiemenfäden eine mittlere Länge erreicht, die Kiemenstrahlen aber noch nicht aus dem Mesoderm sich differenzirt haben, bemerkt man an der oberen Commissur der vordersten, zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen gelegenen Spalte eine Wucherung des Epithels ihrer Wandung (Taf. 8 Fig. 1 u. 2). Es entsteht an dieser Stelle eine Art von Knospe, welche erst nach oben und vorn wächst, bald aber nach außen umgebogen wird.

Bald nachdem diese Bildung an der ersten Kiemenspalte sich angelegt hat, geht eine ähnliche Entwicklung an der zweiten vor sich; dieser wiederum folgt die dritte; dann die vierte, schließlich auch die fünfte. Es ist aber bemerkenswerth, dass die Größe dieser Wucherungen von vorn nach hinten abnimmt, ja dass die der letzten Kiemenspalte bei den Haifischen sehr rasch im Wachsthum aufhört und verschwindet.

An diesen knospenförmigen Wucherungen nimmt nur die innere Schicht des Epithels Antheil, die äußere zieht in dünner Lage darüber weg.

Bei den Rochen, — ich habe *Torpedo* und *Raja* untersucht, — erstreckt sich diese Wucherung auf beiden Seiten der Spalte etwas tiefer herab, — oder aber, richtiger ausgedrückt, wenn die Wucherung beginnt, setzt sich noch das Lumen der Spalte in sie hinein fort; bei den Haifischen habe ich ein solches Lumen nicht beobachtet.

Gleich von Anbeginn an scheinen in die Masse der

Digitized by Google

wuchernden Epithelzellen auch Zellen des Mesoderms einzuwandern, wenigstens sieht man an Embryonen, welche mit Chromsäure oder Pikrinsäure behandelt sind, einen deutlichen Unterschied zweier Zellarten in den Wucherungen, und richtet man die Aufmerksamkeit auf die Elemente der umgebenden Mesodermmassen, so trifft man eine Menge Zellen, welche denen der Wucherungen gleichen. Solche Zellen findet man aber nicht zwischen den Epithelzellen der Kiemenwandungen.

Blutkörperchen dagegen dringen anfänglich nicht in die Wucherungen ein; wohl aber liegen neben ihnen kleine wandungslose Bluträume, mit Blutkörperchen gefüllt; sie sind aber durch Bindegewebe von den Wucherungen geschieden.

Diese Wucherungen nun nehmen stark zu und schnüren sich dann von den Kiemenspalten ab. Bei *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus* kann man beobachten, wie längere Zeit ein schmaler Stiel die Hauptmasse der wuchernden Zellen mit dem Epithel der Kiemenspalte verbindet; zumal an der ersten Spalte ist dies oft sehr deutlich, und der Stiel erhält sich noch, wenn auch die Masse selbst in verschiedene Lobuli sich zu gliedern beginnt.

Die Größe dieser Wucherungen ist so beträchtlich, dass, wenn einmal die embryonale Entwicklung ihrem Ende zueilt, die Zellmassen der einen Kiemenspalte an die der folgenden anstoßen, während sie zugleich nach unten in den Raum des zugehörigen vorderen Kiemenbogens hineinwachsen. Sie liegen in der Nähe der Vagus-Ganglien und können von Unerfahrenen leicht damit verwechselt werden, besonders im Anfang, wo ihr Umfang nicht größer ist, als der der Ganglien. Aber eben sowohl die Structur der sie erfüllenden Zellen, so wie später ihre sehr viel bedeutendere Größe können vor solcher Verwechslung sichern.

Bei den oben genannten Haifischen erreichen nur die Wucherungen der ersten drei Spalten bedeutendere Entwicklung; die der vierten bleibt ganz klein; die fünfte verfällt gleich beim Beginn einer Rückbildung.

Bei den genannten Rochen wird dagegen auch die Wucherung der vierten Spalte bedeutend, und die fünfte bleibt klein.

Wahrscheinlich variiren diese Verhältnisse bei den einzelnen Gruppen der Selachier.

Betreffs der topographischen Verhältnisse dieser Bildungen ist es von Wichtigkeit zu constatiren, dass sie immer unterhalb der nach außen, hinten und unten umgebogenen Partien der dorsalen Kiemenbogenmusculatur liegen, dass aber beim Beginn der Abschnürung vom

Digitized by Google

Kiemenspaltenepithel jede der Wucherungen unter die Musculatur des vorhergehenden Bogens geräth (Taf. 7 Fig. 5 u. 6 *Thy*). Zweitens ist es von Wichtigkeit zu betonen, dass der terminale oberste Kiemenstrahl, der sogenannte äußere Kiemenbogen mit seiner Umbiegungsstelle unterhalb der ursprünglich abgeschnürten Wucherung liegt, so dass er dieselbe von der zugehörigen Kiemenspalte scheidet; die Wucherung liegt gleichfalls vor dem Kiemenstrahl des zugehörigen Bogens.

Diese Daten reichen hin, um im Zusammenhang mit den oben dargestellten Verhältnissen einen Einblick in die Vorgänge zu gewähren, welche zu der Abschnürung einer so beträchtlichen Portion des ursprünglichen Kiemenspaltenepithels geführt haben.

Ich betonte oben, dass im Laufe der Entwicklung der Visceralbogen ein Zeitpunkt eintritt, in dem die oberen, dorsalen Partien sich nach außen, hinten und unten umbeugen, dass die Umbeugung in der Bildung der zusammenhängenden Partien des Musculus constrictor superficialis ihren Ausdruck findet, der eigentlich nur die distale Portion des M. interbranchialis ist, und wie dieser zwischen je zwei Kiemenspalten das betreffende Septum von oben nach unten durchziehen sollte, — und sicherlich in früheren phylogenetischen Stadien durchzogen hat. Dieser Umbeugung verdanken auch die äußersten Kiemenstrahlen, die sogenannten äußeren Kiemenbogen, ihre Lage und Krümmung, — dieser Umbeugung verdankt nun auch offenbar die Wucherung und Abschnürung der dorsalen Portionen des Kiemenspaltenepithels ihren Ursprung.

Stellen wir uns vor, diese Umbeugung wäre nicht erfolgt, so hätten wir außerordentlich hohe Kiemenspalten vor uns, welche nahezu bis an die dorsale Mittellinie gereicht haben würden, — wie sie ventralwärts ja beinah an die Mitte stößt. Wir würden die Muskeln des Diaphragmas in verticalem, nur etwas tangential gerichtetem Verlauf gesehen haben, und die »äußeren« Kiemenbogen würden wahrscheinlich wie die übrigen Knorpelstrahlen radial nach außen gerichtet gewesen sein. Wahrscheinlich würde auch das Basale des Kiemenbogens mehr in der Richtung der Mittelstücke des Bogens verharrt haben, — ja wahrscheinlich existirte damals überhaupt nicht die Gliederung der Kiemenbogen in vier discrete Stücke.

Dann aber wäre auch die obere Partie des Kiemenspaltenepithels nicht abgeschnürt, vielmehr wären aus ihm gleichfalls Kiemenblättchen gebildet worden, — es ist also der zureichende Grund zur Bildung dieser Wucherungen und ihrer Abschnürung in jener dorsalen Über-

Digitized by Google

lagerung der Kiemenspalten durch die Musculatur der Visceralbogen zu erkennen.

Man fragt nun begreiflicherweise, welches der Grund dieser Überlagerung gewesen?

Darauf behalte ich mir die Antwort vor, denn sie setzt die vorhergehende Darstellung einer ganzen Reihe von Processen voraus, die bisher noch nicht dargestellt ja, ich darf wohl sagen, von Niemand erkannt worden sind, deren Verständnis aber unerlässlich auch für die hier behandelten Themata ist.

Ich will nun noch ein paar Worte über die Deutung dieser Kiemenspaltenabschnürungen und über die bisherigen Anschauungen sagen, welche man von der Entstehung der Thymus hatte.

Dass die beschriebenen Körper in der That die Thymus der Selachier vorstellen, geht aus ihrer Lagerung mit Evidenz hervor.

Der erste Autor, welcher mit voller Klarheit die Thymus der Fische erkannt hat, ist Alex. Ecker gewesen, der darüber in dem vortrefflichen Aufsatz »Blutgefäßdrüsen« in Wagner's Handwörterbuch für Physiologie IV p. 125 das Nachfolgende bemerkt:

»*Ganz an derselben Stelle, — nämlich wie beim Axolotl und den oben genannten fischähnlichen Batrachiern liegt bei den Plagiostomen ein Organ, das ich für die Thymus halten muss. Ich habe dasselbe während meines Aufenthaltes in Triest im Jahre 1847 bei verschiedenen Plagiostomen, u. A. den Genera Mustelus, Galeus, Squatina, Raja, Myliobatis, Torpedo untersucht. Es liegt nach außen von den großen Rückenmuskeln zwischen diesen und der Kiemenhöhle hinter dem Spritzloch; nach oben zu ist es breit und von einem platten Muskel bedeckt, nach unten dringt es keilförmig zwischen Kiemenbogen und Rückenmuskeln ein. Diese ganze Drüse besteht aus Lappen und Läppchen von röthlich grauer Farbe, ist weich und von einem reichen Gefäßnetz umgeben. Jedes Läppchen besteht aus mehreren Blasen, die durch ein klebriges Bindegewebe verbunden und schwer zu isoliren sind. Die Blasen von etwa $^1/_2$″ im Durchmesser sind geschlossen, von einer structurlosen Membran gebildet und von einem Gefäßnetz und einer Bindegewebehülle, in welcher die größeren Gefäße verlaufen, umgeben. Beim Anschneiden entleert diese Drüse eine milchige ganz dem Thymusinhalt der Säugethiere ähnliche Flüssigkeit, welche nebst feinkörniger Masse körnige Kerne von 0,005—0,010 mm und Zellen enthält. Die Gründe, welche dafür sprechen, dass diese Drüse, welche auch von Robin (L'institut, 10. Février 1847 — Annales d. sc. nat. 3ème série. Zoologie. 1847 p. 202) in demselben Jahre beschrieben und zuerst als Analogon des*

Digitized by Google

elektrischen Organs, dann als »hintere Schilddrüse« gedeutet wurde, wirklich die Thymus sei, sind namentlich ihre Lage, welche ganz der bei den fischähnlichen Batrachiern entspricht, und ihre Erklärung, wie schon oben bemerkt, in dem Dazwischentreten des Kiemenapparates findet, und dann die Ähnlichkeit des Inhalts im äußeren Aussehen sowohl als den mikroskopischen Bestandtheilen mit dem der Thymus der höheren Wirbelthiere. Dass die Drüse aus zahlreichen Blasen besteht, spricht nicht gegen diese Deutung; sehen wir doch schon bei den Vögeln und noch mehr bei den Reptilien, z. B. den Schlangen, statt einer einfachen Röhre mehrere getrennte Blasen oder Schläuche auftreten. Bei dem Stör und den Cyclostomen fand ich nichts einer Thymus Analoges, und eben so wenig bis jetzt bei den Knochenfischen. Dass die drüsigen Organe, welche Stannius für die Thymus hält, als Schilddrüse zu deuten sind, ist schon oben (siehe Schilddrüse) bemerkt.«

Diese Beschreibung Ecker's passt Wort für Wort auf die Gebilde, deren Entstehung und Formation oben beschrieben worden ist, die ich also mit Grund für die Thymus halte. Dass Ecker Recht hat, wenn er, trotz des Bestehens zahlreicher Blasen, das ganze Gebilde für die Thymus erachtet, beweist die Abstammung desselben aus 4 resp. 5 Kiemenspalten (ich kann gleich hier aussprechen, dass auch am Spritzloch sich ein Ansatz zur Thymusbildung bemerkbar macht, dass er aber wie der gleiche Versuch an der hintersten Kiemenspalte früh sich rückbildet). Und da Ecker gefunden hat, dass bei jungen Enten, jungen Fringillen die Thymus aus 5—6 vollkommen von einander getrennten Abtheilungen besteht, so könnte man sich vielleicht vorstellen, dass sie auch noch bei diesen Thieren ihren Ursprung aus mehreren Kiemenspalten nimmt, obwohl nicht auszuschließen ist, dass auch ein Zerfall der einzelnen Wucherungen des Kiemenspaltenepithels in mehrere Abtheilungen vorkommen kann, ja sogar wohl auch bei den Fischen vorkommt. Dass Ecker bei dem Stör und den Cyclostomen, ja sogar bei den Teleostiern keine Thymus fand, ist nicht hinreichend, die Nichtexistenz derselben bei diesen Thieren für erwiesen zu halten: für die Teleostier hat Stannius ihr Vorkommen erwiesen, und ich werde ihre Entwicklung bei *Belone* später darstellen[1]. Wahrscheinlich findet sie sich auch bei den

[1] Neuerdings hat Dr. F. Maurer in einer Arbeit, betitelt: »Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische« (Morph. Jahrb. IX. p. 246) die Möglichkeit erörtert, dass die Pseudobranchie zu Verwechslungen mit der Thyreoidea und Thymus geführt haben könnte. Er schließt selbst die Thyreoidea aus, da er ihre gleichzeitige Anwesenheit bei allen von ihm untersuchten Fischen constatirt hat, wobei er sagt: »*In wie weit diese Bildungen (d. h. die Acini der Thyreoi-*

Digitized by Google

Ganoiden, — wie es sich bei den Amphibien und den Cyclostomen verhält, werden wir in einem der späteren Abschnitte dieser Untersuchungen erfahren.

---

dea) etwa entwicklungsgeschichtlich zu den Kiemenbogen in Beziehung stehen, bleibt vorerst dahingestellt.« Eine der nächsten »Studien« wird die wahre Natur der *Gl. thyreoidea* und ihre Beziehungen zu den Kiemenbogen hoffentlich in das rechte Licht rücken. Sie hat keine Beziehungen zu der Pseudobranchie. Dagegen sagt der Verfasser von der Thymus das Nachfolgende: *»Was die Thymus anlangt, so sind die Verhältnisse weniger klar. Leydig giebt in seinem Werke (Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien) an, dass die Thymus der Knochenfische unter der die Kiemenhöhle auskleidenden Haut liege, in der Gegend der häutigen Commissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbinde, längs des Os scapulare Cuvieri. Was den Bau betrifft, so soll sie aus Acinis bestehen, welche in eine weite Höhle münden, die durch die ganze Länge der Drüse zieht, gefüllt ist mit zäher Flüssigkeit und zelligen Elementen; ein Ausführungsgang fehlt. Stannius giebt (Handbuch der Wirbelthiere, die Fische) von der Thymus der Knochenfische an, dass sie gelagert sei an der hinteren Grenze des Schultergürtels, längs der Scapula, auf dem Truncus lateralis nervi vagi. Sie sei von eigener häutiger Hülle umschlossen. Den Bau anlangend, so sei die Oberfläche höckerig, durch vorragende Acini. Letztere enthielten zähe gelbe Flüssigkeit mit Zellkernen, Pigmentzellen, Fettkugeln und -zellen.*

Ein derartig gebautes und gelagertes Organ konnte ich bei den von mir untersuchten Fischen nicht nachweisen. Es kann hier möglicherweise Pseudobranchie und Kopfniere in Frage kommen, doch sind diese Verhältnisse noch genauer zu studiren.«

Ich bin in der Lage, diese Bedenken und Zweifel des Autors zu heben. Die Thymus der Knochenfische existirt allerdings an der von LEYDIG scharf und genau umschriebenen Localität, und hat nichts mit der Pseudobranchie oder der Kopfniere zu thun. Sie tritt schon früh im Embryo auf und liegt an der Basis des Kiemendeckels, wo man sie als rundes Klümpchen von Zellen, umschlossen von scharfer Membran, sehr leicht auffinden kann. Bei den Embryonen von *Belone* liegt sie auf der Höhe der Vena jugularis, unterhalb der knorpligen Anlage des Labyrinthes. Mit der Kopfniere kann sie eben so wenig verwechselt werden wie mit der Pseudobranchie. Die Kopfniere liegt der Chorda dicht an und ist von der Thymus durch den ganzen Kiemenapparat und die Kiemenhöhle getrennt, und die Pseudobranchie liegt weit vor der Thymus näher dem Auge zu.

Ich benutze diese Gelegenheit, um zwei Irrthümer anzudeuten, welche in der eben citirten Arbeit MAURER's über die Pseudobranchie und in dem Aufsatz von Prof. HOFFMANN »Zur Ontogenie der Knochenfische« (Archiv f. mikroskop. Anat. XXIII, p. 77 ff.) mit Bezug auf die Pseudobranchie in ihren Beziehungen zur Kiemendeckelkieme und zur Gl. choroidalis sich vorfinden. Beide sind zu diesen Irrthümern veranlasst durch GEGENBAUR's »Grundzüge der vergl. Anatomie«. Dort heißt es auf p. 807 u. 809, die Pseudobranchie der Teleostier entspräche der Kiemendeckelkieme der Ganoiden, und mit gesperrtem Druck wird hervorgehoben, *»die sog. Pseudobranchie der Teleostier ist eine andre als die der Selachier, mit der sie meist wegen der übereinstimmenden Anordnung der Blutgefäße zusammengeworfen ward, sie ist die Kieme des Zungenbeinbogens, die Opercularkieme«*. Ich habe mich vergeblich nach einer Begründung dieser Sentenz in GEGENBAUR's Schriften umgesehen, eine Begründung, die um so mehr erwartet werden durfte, als derjenige,

Digitized by Google

Werfen wir nun von dem hier gewonnenen Standpunkte einen Blick auf die herrschenden Auffassungen über die Entstehung der Thymus, so ergiebt sich, dass die Forschungen leider auch in dieser Frage meist den schwierigsten und umständlichsten Weg eingeschlagen haben. Man untersuchte an Vögeln und Säugethieren, wo die Verhältnisse sehr complicirt sind, und wo auf eine klare Erkenntnis um so weniger gerechnet werden durfte, als der technischen Schwierigkeit noch die Deutungsschwierigkeit sich hinzugesellte. Freilich lag es nahe, an Säugethieren unmittelbar zu forschen, weil die Thymus ein äußerst interessantes Organ in physiologischer und pathologischer Hinsicht ist, und weil man hoffte, in beiden Richtungen durch embryologische Untersuchung Aufschlüsse zu gewinnen. Die Frage nach der eigentlichen Function der Thymus ist heute so ungelöst wie früher; die merkwürdigen Erscheinungen ihrer Entstehung und frühzeitigen Involution warten auf hinreichende Erklärung; wegen der pathologischen Veränderungen, die an ihr stattfinden, bedarf man aber einer klaren Erkenntnis ihrer Entstehungsweise, wodurch allein ihre constituirenden Theile richtig zu deuten und deren pathologische Umbildungen zu begreifen sind.

Die Autoren, welche zuletzt die embryonale Entstehung der Thymus behandelt haben, sind KÖLLIKER (Entw. d. Menschen u. d. höheren

---

welcher sich des »Zusammenwerfens« schuldig gemacht hat, kein geringerer als JOHANNES MÜLLER ist, und zwar in einem Aufsatz, der mehr wie irgend ein anderer das in letzter Zeit so vielfach missbrauchte Epitheton »classisch« verdient. In der That sind die Untersuchungen JOH. MÜLLER's über den Kiemenapparat und die Gefäßverbindungen der Fische (Myxinoiden) ein wahres Muster vorzüglicher Handhabung der von mehreren seiner Nachfolger etwas compromittirten »vergleichenden Untersuchungsmethode« und es muss Wunder nehmen, die von ihm festgestellten Resultate so ohne Weiteres bei Seite geworfen zu sehen. Ich werde in einer der folgenden »Studien« beweisen, dass JOH. MÜLLER vollkommen im Rechte war, als er die Pseudobranchie der Knochenfische mit der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden homologisirte, und dass die ihm zu Theil gewordene Rectificirung besser unterblieben wäre. Zu welcher Verwirrung dieselbe Anlass gegeben, erweist die Arbeit Prof. HOFFMANN's, welcher, einer Andeutung BALFOUR's folgend, in der Choroidaldrüse der Teleostier das Homologon der Spritzlochkieme sieht und sogar ihre vermeintliche Umformung beschreibt. Zu dieser nicht glücklichen Auffassung der Choroidaldrüse war BALFOUR gekommen durch ein vor vielen Jahren stattgefundenes Gespräch mit mir, worin ich gesagt hatte, die Chorioidealdrüse repräsentire eine der vor dem Munde liegenden Kiemen (siehe BALFOUR, Comp. Embryol. II, p. 265). BALFOUR theilte meine Auffassung nicht, erbat aber meine Erlaubnis, diese von mir herrührende Hypothese in sein Werk aufnehmen zu können. Ich werde später auf dieselbe zurückkommen, muss aber schon hier aussprechen, dass die HOFFMANN'sche Durchführung von BALFOUR's Interpretation keinerlei Stütze in den zu meiner Kenntnis gekommenen embryologischen Thatsachen findet.

Digitized by Google

Thiere p. 875—882), Stieda (Untersuchungen über die Entwickl. d. Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881), Born (»Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren.« Arch. f. mikr. Anat. XXII, p. 271 ff.). Alle drei stimmen darin überein, die Thymus für ein epitheliales Organ zu erklären, und sie aus einer Kiemenspalte hervorgehen zu lassen.

Kölliker, der Zeit nach der frühere, hat an Kaninchenembryonen gearbeitet, und beschreibt ein Organ von 15—18 mm Länge, das er an Embryonen von 14—16 Tagen gefunden hat. Das Organ besteht aus einem Schlauche, der von Epithelzellen gebildet wird und ziemlich dicke Wandungen, aber ein kleines Lumen besitzt. Das untere Ende besetzt sich mit 5—8 warzen-, keulen- oder walzenförmigen Knospen: aufwärts wird das Organ schmäler, die Knospen spärlicher und kleiner und schwinden schließlich gänzlich, so dass nur ein einfacher Canal übrig bleibt, der auch in die Knospen geht, deren Enden jedoch solid erscheinen. Dieses ganze Gebilde lag in der Gegend der früheren zweiten Kiemenspalte. Kölliker betont aber ausdrücklich, er habe auch in der Gegend der dritten und vierten Spalte ähnliche Bildungen gesehen.

Kölliker hebt nun die große Schwierigkeit hervor, die Entwicklung und den Bau der embryonalen Thymus mit der Structur des älteren und fertigen Organes in Einklang zu bringen, das nicht entfernt einem epithelialen Organ gleicht, vielmehr aus einem gefäßhaltigen Reticulum mit lymphkörperartigen Zellen in seinen Maschen besteht, und schließt seine Darstellung mit den Worten (p. 880):

»Vor nicht langer Zeit hätte man kaum die Annahme machen dürfen, dass ein aus dem äußeren oder inneren Keimblatte hervorgehendes Organ später in eine Art gefäßhaltige Bindesubstanz sich umwandelt. Nachdem nun aber die merkwürdigen Umwandlungen gewisser Theile des Medullarrohres bekannt geworden sind, wie sie in der Zirbel, dem kleinen Lappen der Hypophysis und dem primitiven hohlen Opticus namentlich vor sich gehen, kann auch das, was ich bei der Umbildung einer Kiemenspalte in die Thymus gefunden habe, nicht mehr allzusehr auffallen. Immerhin muss hervorgehoben werden, dass vom Drüsenblatte ähnliche Umbildungen sonst nicht bekannt sind, und dass es sich bei der Thymus doch um ein Organ von einer gewissen functionellen Bedeutung handelt, was bei der Zirbel und dem Hirnanhang nicht der Fall ist.«

Diesen Äußerungen gegenüber ist es vielleicht von Interesse, dass ich oben betonte, wie von Anfang an in die epithelialen Wucherungen eine fast gleich große Zahl von Mesodermelementen einwandern. Dieser

Digitized by Google

Umstand kann auch schwerlich Wunder nehmen. Dringt doch in jedes Kiemenblättchen, ja sogar in die äußersten Enden der langen Kiemenfäden Mesoderm hinein, theils um die Wandungen der Gefäße selbst zu bilden, theils um sie vom Epithel und unter einander zu scheiden und den Fäden eine Stütze zu gewähren. Wenn ich also Recht habe, die Wucherungen der oberen Winkel der Kiemenspalten darauf zurückzuführen, dass aus ihrem Materiale ursprünglich auch Kiemenblättchen gebildet wurden, dass diese aber zufolge der Überdachung durch die dorsalen Abschnitte der Diaphragmen nicht mehr zur definitiven Entwicklung gelangen, so muss man geradezu verlangen, dass Mesodermelemente in die Thymuswucherungen eingehen, die, ursprünglich dazu bestimmt das Gerüst der Kiemenblättchen zu bilden, jetzt von dieser Aufgabe frei, zu allerhand anderer Verwendung gelangen.

Dass KÖLLIKER hervorhebt, wie auffallend diese Umwandlung eines epithelialen Organes in eine Lymphdrüse sei, ist von dem bisherigen Standpunkt der Embryologie begreiflich: im Verlaufe dieser »Studien« werden wir aber noch viel auffallendere Umwandlungen kennen lernen, und es wird manche herkömmliche Vorstellung dabei arg erschüttert werden, aber nur um gesünderen und auf viel breiterer Basis ruhenden Anschauungen Platz zu machen.

STIEDA hat in sehr ausführlicher Weise nicht nur den Ursprung der Thymus bei mehreren Säugethieren erforscht, er erörtert auch sehr gründlich die wichtigen Fragen, welche die Pathologie des Organs betreffen. Es würde zu viel Raum wegnehmen, wollte ich in extenso wiederholen, was er hierüber sagt. Genüge es, folgende Hauptpunkte hervorzuheben (l. c. p. 28 ff.).

»*Die embryonale Thymusdrüse ist ein epitheliales Gebilde, welches folgendermaßen zu Stande kommt. Nachdem die Anfangs durch die Kiemenspalten von einander getrennten Visceralbogen mit einander verwachsen sind, und gleichzeitig dabei die Spalten sich geschlossen haben, wird bei einer (der letzten oder vorletzten) Kiemenspalte ein Theil des die Spalte auskleidenden Epithels von dem Bindegewebe der Körpersubstanz umwachsen. — Das in die Leibessubstanz hineingezogene Epithel der Visceralspalte fängt nun an zu wuchern, um neue epitheliale Organe zu bilden. — Die erste Wucherung des Epithels giebt die Anlage zur Thymus-Drüse. Es wächst vom abgeschnürten Epithel der Kiemenspalte ein beträchtlicher epithelialer Fortsatz nach vorn und unten (beim Schaf hohl, beim Schwein ein hie und da mit einem kleinen Lumen ausgestatteter Strang). Mit dem größeren Wachsthum des Embryo hält das Wachsthum der embryonalen Thymus nicht gleichen Schritt: die Thymus wächst*

Digitized by Google

langsam. Es löst sich früher oder später der Zusammenhang mit dem Epithel der Kiemenspalte und dem Epithel der Rachenspalte. — Beim Herabwachsen nähern sich die epithelialen Anlagen der beiderseitigen Thymusdrüsen einander, so dass ihre unteren Abschnitte sich früh neben einander lagern. Jede epitheliale Anlage ist von einer starken bindegewebigen Hülle umgeben, — mitunter legen sich beide Anlagen, scheinbar in eine Hülle eingeschlossen, eng an einander. Erst später verwachsen die beiden unteren Partien des Organs so, dass ein einziges Organ daraus wird, von dem die seitlichen Fortsätze nach oben zu sich erstrecken.«

Es ist unschwer, in dieser Darstellung mutatis mutandis dieselben Organe wieder zu erkennen, die oben beschrieben worden sind. Freilich handelt es sich nur um das Derivat einer einzigen Schlundspalte; aber einmal lernten wir oben schon die Unterschiede in der Theilnahme der verschiedenen Spalten bei Haien und Rochen kennen, und zweitens ist es nicht unmöglich, dass die Glandula carotica der Rest der Thymusbildung einer anderen Kiemenspalte sei. Wesentlich ist aber, dass eine Wucherung des distalen — also des dorsalen — Endes der Kiemenspalte zur Bildung jenes Körpers führt, in dem die Hassals'schen Körperchen nachher auftreten. Gerade einer solchen Wucherung an den dorsalen Theilen der Kiemenspalten der Selachier verdankt die Thymus derselben ihre Existenz.

Die Bedeutung dieser Feststellungen sieht Stieda mit Recht in der erleichterten Lösung der Frage nach der Natur eben dieser Hassals'schen Körperchen, deren Charakter als Bindegewebs-Elemente oder veränderter Epithelien zu zahlreichen, ungeschlichteten Debatten geführt hat. Ich hoffe durch den obigen Hinweis auf den Eintritt von Mesoderm-Elementen in die epithelialen Thymus-Wucherungen diese Frage einer Lösung näher geführt zu haben, — hoffentlich aber hört die Thymus von nun an auf, bald hierhin, bald dorthin geworfen und zu der Kategorie jener räthselhaften Organe gezählt zu werden, deren Verständnis von einer fernen Zukunft erwartet wird.

Born liefert eine sehr genaue Darstellung des Ursprungs der Thymus, die in den meisten Einzelheiten die Kölliker'sche und Stieda'sche Darstellung bestätigt und ergänzt. Alle stimmen, wie gesagt, darin überein, in der Thymus ein epitheliales, mit den Kiemenspalten genetisch zusammenhängendes Organ zu erblicken: wir werden hoffentlich nach den oben gegebenen Nachweisen nun bald eine umfangreichere Abhandlung erhalten, welche die Natur, Entstehung und Bedeutung der Thymus ins rechte Licht rückt.

Digitized by Google

V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri.

Die Entwicklung des Visceralbogensystems von *Petromyzon* genau zu beschreiben, ist eine überaus schwierige Aufgabe nicht nur wegen der Kleinheit der Verhältnisse, vielmehr noch wegen der vielen Verschiebungen und Compressionen, welche bei dem Hineintreten der Kiemen in das Innere der Kiemen- und Darmhöhle stattgefunden haben.

Dennoch ist es möglich, einige der entscheidendsten Facta klar zu legen, aus denen mit Sicherheit geschlossen werden kann, dass die Trennung, welche die bisherige Morphologie zwischen eigentlichen Fischen und Petromyzonten glaubte annehmen zu müssen, auf irrthümlicher Interpretation von Verhältnissen beruhte, welche in ihrem Zustandekommen nur begriffen werden müssen, um sofort die viel größere und nähere Zusammengehörigkeit der beiden Gruppen erkennen zu lassen.

Durch SCOTT's und BALFOUR's Forschungen wissen wir bereits, dass die erste Spur der Visceralbogen in der Gestalt von Kopfhöhlen auftreten, wie sie von den Selachiern bekannt geworden sind. Dieselben liegen als gerundete Zellschläuche zwischen den einzelnen Divertikeln des Darms, aus welchen die Kiemenspalten hervorgehen. Außen sind sie umgeben vom einschichtigen Ectoderm, innen vom Entoderm der beiden sie begrenzenden Kiemenspaltenwände; außerdem finden sich noch Mesodermzellen rund um sie herum. Die eigentlichen Muskelschläuche zeigen einen kleinen, kaum wahrnehmbaren Hohlraum.

Es ist leider nicht erkennbar, welche sogenannten Myotome diesen Muskelschläuchen entsprechen. Es liegen zwar die regelmäßigen Myotome der Rumpfmusculatur auch über dem ganzen Kiemenapparat der Petromyzonten; aber die Behauptung, dass diesen Myotomen die Muskelschläuche der Visceralbogen zugehörig seien, hätte so viel Problematisches und verlangt eine so weitläufige Discussion nicht nur dieser Frage, sondern auch der ganzen Hirnnervenprobleme, dass ich sie wiederum, wie so vieles Andere, vertage.

Wohl aber lässt sich feststellen, dass gegenüber den Vorgängen in der Entwicklung der Visceralbogen der Selachier ein Unterschied bei den Petromyzonten sich geltend macht, auf welchen bereits BALFOUR hingewiesen hat. Es betrifft die relative Lagerung des ursprünglichen Gefäßbogens. Derselbe liegt nicht, wie bei den Haifischen näher dem

Digitized by Google

distalen Ende des Bogens, vielmehr so nah als möglich dem proximalen. Die Bedeutung und das Zustandekommen dieser Abweichung werden wir weiter unten zu betrachten haben.

Das Lumen des Arterienbogens macht sich erst bemerkbar, wenn die Configuration des ganzen Bogens sich etwas geändert hat. Ist er anfänglich mit seiner Querachse rechtwinklig auf die Längsachse des Körpers gerichtet, so macht sich bald eine Drehung derselben nach hinten bemerkbar, so dass sie zur Längsachse des Körpers einen allmählich immer spitzer werdenden Winkel macht. Dem entsprechend verlängert sich auch der Visceralbogen, und nimmt auf dem horizontalen Querschnitt eine kegelförmige Gestalt mit abgerundeter Basis an. In dieser Basis befindet sich die Arterie (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Art.*).

Mit der Verlängerung des ganzen Bogens hat sich auch der ursprünglich im horizontalen Querschnitt rund angelegte Muskelschlauch verlängert, wodurch es hervorgebracht wird, dass die ihn bildenden Zellen sich in zwei neben einander liegende Reihen gruppiren, deren eine von mir als viscerale, die andere als parietale bezeichnet werden soll (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Pa.M.* u. *Vi.M.*).

Gleichzeitig differenzirt sich aus dem Mesodermgewebe des Bogens, und zwar an der vor dem Muskelschlauch gelegenen Seite, außen von der parietalen Schicht, zwischen ihr und der vorhergehenden Kiemenspaltenwandung der zu dem Bogen gehörige Knorpel (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Kn.*). Es ist schwer davon etwas Anderes zu sagen, als dass eine Anzahl der Mesodermzellen sich näher zusammenthun, eine auf dem Querschnitt runde Contur erlangen und von nun an als Knorpel erkennbar werden. In den vorderen Visceralbogen gehen diese Differenzirungen eher vor sich, als in den hinteren.

Die viscerale Wandung des Muskelschlauches verdickt sich nun stärker, als die parietale, zugleich aber tritt ein Ereignis ein, dessen Bedeutung Jedem, der die obige Darstellung der Entwicklung der Visceralbogen der Selachier verfolgt hat, sofort einleuchten wird.

Es sondert sich nämlich ein proximales und ein distales Stück des Muskelschlauches von einander, und zwischen Beide tritt auf eine gewisse Strecke der Knorpelbogen (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *M.add.* u. *M.constr.*). Das distale Stück ist bei Weitem größer, als das proximale, an beiden aber lässt sich mit voller Klarheit die Betheiligung der parietalen wie visceralen Schicht unterscheiden.

Verfolgt man aber nun in Horizontalschnitten die relative Lagerung des Knorpels zu den Schichten des Muskelschlauches, so wird man

Digitized by Google

gewahr, dass schon jetzt, also in sehr frühem Stadium mehrfache Biegungen des Knorpels zu Stande kommen, die ihren optischen Ausdruck auf den Querschnitten in einer abwechselnd inneren, äußeren und mittleren Lage des Knorpels zu den Muskeln finden (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Kn.*).

Diese Biegungen nehmen fortgesetzt zu; es ist als ob das ursprüngliche Wachsthum des Knorpels durch ihm entzogenen Raum nicht anders könne, als ihn zu biegen und zu beugen, wobei denn sein dorsales Ende horizontal unter die Wirbelsäule, sein ventrales aber ganz umgebogen nach vorn und innen gerichtet wird. Die mittlere Partie aber geräth in die Nähe der vorhergehenden Kiemenspalte, und nimmt dort wieder eine Beugung an, die es leichter ist abzubilden, als zu beschreiben (Taf. 10 Fig. 2 *K. Kn.*).

Während dieser passiven Evolutionen des Knorpels macht sich eine histologische Differenzirung sehr merkwürdiger Art in den beiden Schichten der Muskeln bemerklich. Die viscerale erlangt die vollkommenste Querstreifung, die parietale dagegen bleibt auf sogenannten embryonalem Typus stehen, d. h. aus ihren Zellen werden sehr lange Schläuche, welche — übrigens eben so wie die der visceralen Partie, — die ganze Länge der Visceralbogen durchziehen, aber nur corticale Querstreifung zeigen, während die Kerne der einzelnen Zellen in der Mitte des langen Schlauches einer hinter dem andern liegen.

Alle Muskeln der Visceralbogen des *Ammocoetes* erstrecken sich über die ganze Circumferenz der Kiemenhöhle, eben sowohl die proximale Partie, wie die distale. Sie inseriren sich alle dorsal an der Chorda, welcher die dorsalen Knorpelenden der Kiemenbogen dicht angelagert und durch bindegewebige Umhüllungen fest verbunden sind. Am Bauch finden sie ihre Insertion neben der großen Thyreoidea, gleichfalls an faserigem Bindegewebe, welchem die ventralen Enden der Kiemenknorpel eingelagert sind. Dorsal wie ventral verwachsen bekanntlich die Enden der einzelnen Kiemenbogen jeder Seite mit einander, so dass dorsale und ventrale Längsknorpel entstehen, welche dem Muskelsystem zur genügenden Insertion dienen. Hervorgehoben muss aber schon hier werden, dass die Muskeln sich erst sehr spät an einzelne Stellen der Knorpelstäbe inseriren, anfänglich vielmehr am Knorpel vorbeiziehen und am Bauch wie am Rücken mit denen der anderen Seite verschmelzen, so dass große Schleifen zu Stande kommen. Es ist wichtig, dies hervorzuheben: denn stellt man sich vor, dass die Knorpel völlig zu Grunde gingen, so würden die Muskeln schleifenförmig in einander laufen, — ein Verhältnis, welches bei den Myxinoiden factisch eingetreten ist, bei denen ja nur noch der Knorpel des Ductus oesophageo-cutaneus erhal-

Digitized by Google

ten blieb. Diese Homologie der Kiemenmuskeln der Petromyzonten und Myxinoiden zu erweisen, wird später meine Aufgabe sein.

Der große Unterschied des Selachier-, resp. auch Teleostier- und Ganoiden-Kiemenapparates von dem der Petromyzonten besteht nun darin, dass die eigentlichen Kiemenblätter und Blättchen bei jenen nach außen, bei diesen nach innen gerichtet sind (Taf. 11 Fig. 1—8). Und diese Lagerung haben sie schon von Anfang an im Embryo. Die Schleimhaut der Kiemenspalten treibt Fortsätze auf beiden Seiten der Diaphragmen, aber gegen das Lumen des Darmcanals gerichtet. Dem entsprechend ist denn auch die äußere Kiemenspalte sehr reducirt an Ausdehnung, ja es ist leicht sie völlig zu schließen. Trotzdem aber muss ein geregelter Zu- und Ausstrom des Wassers erfolgen können. Zu seiner Regelung dienen offenbar auch hier die Visceralbogenmuskeln. Urtheilen wir nun nach der Insertion und dem Verlauf der einzelnen Theile, so müssen wir in den Muskeln der proximalen Partie Adductoren der Kiemenbogen erkennen, d. h. Muskeln, deren Contraction die ventrale Fläche des Kiemenapparates gegen die dorsale hebt (Taf. 10 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 2, 3, 4, 5, 7 u. 8 *Add.*), also wahrscheinlich die äußeren Kiemenspalten öffnet, so dass Wasser in sie eintritt. Entgegengesetzt wirken vielleicht die langen Muskeln der distalen Partie (Taf. 10 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 2—5, 7 u. 8 *M.constr.*), welche wir wohl mit Recht als Constrictoren bezeichnen, da ihre Zusammenziehung den ganzen Kiemendarm verengern und ihn von oben, unten und von den Seiten zusammenpressen muss. Bekanntlich saugen die Petromyzonten das Wasser durch die Kiemenspalten eben so ein, wie sie es durch sie ausstoßen; ob sich an diesem Process die große Körpermusculatur betheiligt, vermag ich aber nicht zu sagen.

Es ist nicht meine Absicht, eine ausführliche Darstellung der gesammten Entwicklung des Kiemenapparates zu geben. Ich habe nur das Ziel vor Augen, Argumente für die Discussion der Homologiebestimmungen zwischen Cyclostomen- und Selachiern-Visceralbogen zu gewinnen. Dazu reichen die Angaben aus, die ich jetzt gemacht habe, und deren Tragweite ich nun erörtern will.

Ich habe oben wörtlich abgedruckt, was Rathke, Cuvier, Johannes Müller, Gegenbaur und Balfour über die vermeintliche Homologie der sogenannten »äußeren« Kiemenbogen der Selachier mit dem Kiemenknorpelskelett der Cyclostomen gesagt haben, und habe durch die Darstellung von der wirklichen Entstehung jener beiden Selachierknorpel diese Auffassung als irrig nachgewiesen.

Dieser Nachweis stützte sich auf die sehr späte Entstehung jener

Digitized by Google

Knorpel, auf ihre doppelte Anlage, auf ihre Lagerung und auf ihren Charakter als Knorpelstrahlen, welcher sie zwar in gewisse secundäre Beziehungen mit den äußeren Theilen des Constrictor superficialis brachte, ihnen aber keinerlei Bedeutung für die eigentlichen Muskelactionen der Visceralmuskel verlieh. Sie können darum auch fehlen, ohne dass ein ernster Nachtheil für die Functionirung dieser Muskel erwächst.

Die Grundlage des Knorpelskeletts der Petromyzonten legt sich dagegen durch einen einzelnen Knorpelbogen an, welcher schon entsteht, wenn noch gar keine Kiemenblättchen vorhanden sind, ja ehe noch irgend eine ernstliche Differenzirung der Muskeln erfolgt ist (Taf. 10 Fig. 1 *Kn.*). Er legt sich in der Mitte zuerst an und wächst nach beiden Seiten, ventral- und dorsalwärts. Dorsalwärts legt er sich an die Chorda, ventralwärts umfasst er die ganzen Kiemen bis an den durch die mächtige Entwicklung der Thyreoidea in zwei Äste gespaltenen Arterienstiel. Er durchbricht die Visceralmusculatur, scheidet sie in einen proximalen und distalen Theil; aus letzterem gehen die Constrictores, aus ersterem der Adductor hervor. Der Knorpel theilt sich beim *Ammocoetes* nie in mehrere Stücke, schlingt sich aber in mehrfachen Beugungen um die Musculatur herum, so dass er bald visceralwärts, bald parietalwärts von derselben gefunden wird. Er bildet die Hauptstütze für die gesammte Visceralmusculatur, sein Fehlen würde zur Folge haben, dass die Kiemenmuskeln schleifenförmig in sich selbst zurückliefen, d. h. dass sie ungefähr so aussehen würden, wie die Constrictores der Kiemen von *Bdellostoma*, wie sie von JOHANNES MÜLLER beschrieben werden.

Welcher Vergleichspunkt also zwischen diesen Knorpeln und den sogenannten äußeren Kiemenbogen der Selachier gefunden werden kann, ist, — ich wiederhole es mit allem Nachdruck, — gänzlich unerfindlich. Dagegen ist kein Zweifel, dass sie vollkommen homolog den eigentlichen inneren Kiemenbogen der Selachier sind. Das beweist ihre frühe Entstehung, ihr Verhältnis und ihre anfängliche Lagerung zwischen proximaler und distaler Portion der Visceralmusculatur, die Insertion dieser letzteren, und die, von mir noch nicht geschilderte, weil erst spät auftretende Entwicklung secundärer Knorpel an den mittleren Partien des Hauptknorpels, eine Entwicklung, welche offenbar die letzte Andeutung der Knorpelstrahlen bildet, wenn schon sie, den gänzlich veränderten Lagerungsbeziehungen der Kiemen selbst entsprechend, auch andere Verhältnisse aufweist, als die Knorpelstrahlbildung der Selachier und Teleostier.

Digitized by Google

Vergleicht man die Gestalt der Selachierkiemenbogen mit der der Petromyzonten, so ist die Hauptunähnlichkeit die Getrenntheit der ersteren in vier Stücke. Stellt man sich aber vor, dieser Zerfall fände nicht statt, es bliebe vielmehr der Bogen von der äußersten Spitze des Basale bis zur entgegengesetzten des Copulare ein einziges Stück, stellt man sich ferner vor, die Muskeln, Constrictores und Interbranchialis als Theilproducte der Portio distalis sowohl, wie Adductores, Interarcuales und die Coracobranchiales als Proximale blieben alle in continuirlicher vom Rücken zum Bauch verlaufender Verbindung, so würden sie genau den Muskeln entsprechen, welche wir beim *Ammocoetes* finden. Darüber kann so wenig ein Zweifel bestehen, dass sogar bei einer solchen Verbindung der Theilstücke der Portio proximalis der Kiemenbogen der Selachier dieselben Beugungen machen müsste, wie es der Kiemenbogen des *Ammocoetes* thut. Schlagender kann der Vergleich nicht durchgeführt werden.

Es bleibt nur eine Frage zu erledigen. Was ist das Prius, was das Posterius? Waren die Knorpel der Selachier einst ein Stück? Waren ihre Muskeln einst lange, vom Rücken zum Bauch laufende, mannigfach gekrümmte Schläuche?

Was die Continuität des Knorpels anlangt, so wird wohl Niemand zweifeln, dass die Theilung in 4 Stücke erst nachträglich erfolgt ist, und dass ursprünglich ein einziger Knorpelstab vorhanden war. Sehen wir doch die Teleostierkiemenbogen gleichfalls aus einem einzigen Stück gebildet. Ob die Muskeln jemals dieselbe lange schlauchförmige Gestalt gehabt haben, wie die der Petromyzonten, bleibt fraglich, — es ist aber auch nicht nöthig, mit Ja oder Nein zu antworten. Es ist sehr wohl denkbar, dass Beide, Selachier wie Petromyzonten, Umbildungen einer gemeinsamen Grundlage sind, — ja, durch die in einer früheren »Studie etc.« gegebenen Nachweise von der Homologie des Nasenganges der Petromyzonten mit der Hypophysis der übrigen Vertebraten[1], erweist sich die Annahme als nothwendig, dass die Petro-

[1] Ich benutze gern diese Gelegenheit, um mein Bedauern auszusprechen, dass mir bei der Abfassung jener III. Studie die früher schon geäußerten Vermuthungen Goette's über die Homologie des Nasenganges mit der Hypophysis entgangen sind. Prof. Goette hat durchaus Recht, sich die Priorität dieses Vergleiches zu vindiciren, und ich spreche das hier um so lieber aus, als ich bei aller fundamentalen Verschiedenheit des theoretischen Standpunktes und bei äußerst zahlreichen Abweichungen der Deutung im Einzelnen doch in Prof. Goette's Werk über die Entwicklung der Unke eine der bedeutendsten Vermehrungen des Thatsachenschatzes der Wirbelthierembryologie erblicke, die uns seit Remak geworden sind.

Digitized by Google

myzonten von vor den Selachiern und Ganoiden liegenden Wirbelthieren abstammen, deren Hypophysis noch als unabhängige Kiemenspalte fungirte. Es ist also wohl am sichersten anzunehmen, dass die Visceralbogenbildungen der Selachier und Petromyzonten gleichfalls verschieden gerichtete Differenzirungen einer von gemeinsamen Vorfahren ererbten Anlage sind.

Die Frage ist darum sehr wichtig, weil, wie ich schon andeutete, die merkwürdige Kiemenorganisation der Myxinoiden direct aus der der Petromyzonten abzuleiten ist[1]. Ich habe im Großen und Ganzen diese Ableitung bereits im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 45 ff. dargestellt. Es ist mir doppelt erfreulich, jetzt nach genauer Durchforschung des Thatbestandes die damals a priori gemachten Deductionen aufrecht erhalten zu können. Das Zugrundegehen der Kiemenknorpel, ihr einziger Überrest im Knorpel des Ductus oesophageus, die schleifenförmige Bildung der Kiemenmusculatur, die sackförmige Structur der Kiemen, — Alles das ist in der That nur ein weiterer Schritt auf der von den Petromyzonten eingeschlagenen Bahn, auf welcher eben das Wesentliche war, die Kiemenblättchen statt nach außen, nach innen gelangen zu lassen. Es hat schon Prof. Huxley darauf aufmerksam gemacht[2], dass man durchaus nicht nöthig habe, die Cyclostomenkiemen als Bildungen sui generis bei Seite zu stellen, dass es vielmehr ausreiche sie einfach als ins Innere gerückte, mit den Selachier- oder Teleostierkiemen homologe Bildungen zu betrachten, um auch in den Skelettverhältnissen der beiden Gruppen viel mehr Berührungspunkte zu finden, als man annehmen zu dürfen glaubte. Auch P. Fürbringer scheint sich dieser Auffassung anzuschließen, nach der genauen Untersuchung der Musculatur[3].

Ich habe im »Ursprung der Wirbelthiere« die Meinung zu entwickeln gesucht, dass die Lebensweise der Cyclostomen die ausreichende Erklärung für diese Umlagerung der Kiemen hergäbe. Ein Thier, das den größten Theil seines Lebens im Schlamm steckt, oder das sich an andere Fische oder sonstige schwimmende Gegenstände ansaugt und bewegungslos daran hängen bleibt, würde sehr gefährdet sein, wenn

---

[1] Die auffallende Verdrängung der Myxinoiden-Kiemen nach hinten und ihre Ausmündung in ganz andern Segmenten als bei den übrigen Vertebraten wird, als ein sehr wichtiges Problem, gebührend an anderer Stelle behandelt werden.

[2] The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. and Phys. X, p. 425.

[3] Unt. z. vergl. Anat. d. Muscul. d. Kopfskeletts d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift IX, 1.

Digitized by Google

es so wichtige Organe, wie die Kiemen, ungeschützt außen am Körper hängen ließe. Ich machte damals schon darauf aufmerksam, dass die Kiemen fast aller Thiere durch besondere Vorrichtungen verborgen und geschützt werden. Wüssten wir mehr von der Lebensweise und der Physiologie der Cyclostomen, so würden wir vielleicht begreifen, warum gerade die Verlegung ins Innere des Darmes die beste Art war, das Leben der Individuen zu sichern: hoffentlich werden wir mit der Zeit darauf gerichtete Untersuchungen vorgenommen sehen. Rückten aber die Kiemen ins Innere, so begreift sich auch die Anlage des Arterienbogens innerhalb, statt außerhalb des Knorpelbogens. Ich habe oft die Thatsache bemerkt, dass die gegenseitige Lagerung des Circulations-Centrums und der Athemorgane sich nach einander in der Weise modelt, dass sie wenn irgend möglich Nachbarn werden. Fand also ein allmähliches Einrücken der vorderen und hinteren Kiemenblättchenreihe jedes Visceralbogens in das Innere der Kiemenspalten statt, so musste auch die Arterie mitrücken, und als jene an der inneren Fläche des Darms ankamen, durfte man auch die Arterie dort zu finden erwarten. Also auch dieser Unterschied, auf den BALFOUR (Comp. Embryol. II p. 471) solchen Nachdruck legt, um daraus die Verschiedenheit der Kiemenknorpel der Cyclostomen und Selachier herzuleiten, erscheint mir nicht stichhaltig.

Somit ergiebt sich, dass der ursprünglich von RATHKE herbeigezogene Vergleich der Kiemenknorpel der Petromyzonten mit den als »äußeren« Bogen charakterisirten Knorpelstücken der Selachier keinerlei Anlass zu Homologiebestimmung bietet, noch weniger also phylogenetische Schlüsse zulässt, wie sie GEGENBAUR gezogen hat, und ihm nach alle übrigen Autoren.

Die Knorpel der Selachier entwickeln sich immer als zwei von Haus aus getrennte, von denen der eine dorsal, der andere ventral gelegen ist, während ihr Wachsthum, zufolge der oben beschriebenen Überlagerung der äußeren Kiemenspalten durch die dorsalen Partien der Diaphragmen, einander entgegengerichtet ist. Die Visceralbogenknorpel der Petromyzonten dagegen entwickeln sich als ein einziger gerader, in der Folge mannigfach gebogener Knorpelstab von der Mitte aus, und wächst ventral- und dorsalwärts aus, hat also gerade entgegengesetzte Tendenzen.

Die Knorpel der Selachier entwickeln sich erst, nachdem alle übrigen Theile der Visceralbogen nahezu fertig differenzirt sind, als letzte Elemente des knorpligen Skelettes. Die Knorpel der Petromyzonten dagegen entstehen sofort am Beginn der gesammten Differenzirungsvorgänge der Visceralbogen.

Digitized by Google

Die Knorpel der Selachier gerathen nach außen zufolge jener Abplattung und Überlagerung der äußeren Kiemenspalten, sie haben nur Beziehungen zu den äußersten Schichten des M. constrictor superficialis. Die Knorpel der Petromyzonten dagegen gerathen nur zum Theil nach außen, d. h. in die Nähe der Haut zufolge der Einlagerung der Kiemen und der Hauptblutgefäße in die Darmhöhle, sie haben Beziehungen zu allen Muskeln der Visceralbogen, vorzüglich zur Gruppe der proximalen Theilungsproducte der Kopfhöhlen.

Aus alledem folgt, dass die sogenannten äußeren Kiemenbogen der Selachier nichts sind als terminale Knorpelstrahlen der Diaphragmen, zugehörig dem Basale und Copulare der betreffenden inneren Kiemenbogen, während die Knorpel des *Ammocoetes* eben diesen inneren Kiemenbogen der Selachier in jeder Beziehung homolog sind, sich aber dadurch unterscheiden, dass sie nicht mehr, — oder wenn man will, — noch nicht in einzelne Gliedstücke zerfallen.

Damit fallen nun aber jene Folgerungen zusammen, die GEGENBAUR und BALFOUR gezogen hatten. Die Petromyzonten sollten keine Kiefer gehabt haben, weil sie keine wahren inneren Kiemenbogen hätten. Statt dessen dürfen wir jetzt sagen, die Petromyzonten, welche innere Kiemenbogen besitzen, haben keine Kiefer mehr, — wahrscheinlich weil sie dieselben zufolge der Umgestaltung ihres Maules zum Saugmaul verloren haben. GEGENBAUR behauptet ferner, die Petromyzonten hätten keine Gliedmaßen haben können, weil die Gliedmaßen umgewandelte Kiemen seien, der Schultergürtel dem inneren Kiemenbogen homodynam sei, und das Archipterygium auf Kiemenstrahlen und ihre Ausgestaltung reducirt werden könne. Auch diese Folgerung fällt, ganz abgesehen von der völligen Haltlosigkeit der Archipterygiumtheorie, welche die nächste »Studie« erweisen wird, schon durch die Erkenntnis der wahren Natur der Kiemenknorpel der Petromyzonten, mehr noch aber durch den Nachweis, dass in der That noch Rudimente der Beckenflosse bei Petromyzon vorhanden sind, — worüber später gehandelt werden wird.

Durch diese veränderten Folgerungen verändern sich aber die Grundlagen der bisherigen Phylogeniebestimmungen zwischen Cyclostomen und Fischen vollständig. Die Meinung, in den sogenannten »äußeren« Kiemenbogen der Selachier den letzten Rest einer archaistischen Structur zu besitzen, welche aus Urzeiten herstammt und die Cyclostomen als letzte Reste dieser Urfische erscheinen ließ, stürzt zusammen; damit aber stürzt auch der stärkste Pfeiler der Brücke, welche die Fische mit *Amphioxus* und den Tunicaten verband, — letztere treten

Digitized by Google

in eine nahezu vollständige Isolirung, wenn man ihnen doch, nach wie vor, die Vorfahrenrechte der Wirbelthiere zuerkennen will. Dieser bisher allgemein gehegten Anschauung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt: in Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schließen, dass ich den Beweis in einigen der nächsten »Studien« vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structuren der Cyclostomen, des *Amphioxus* und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angenommen werden, welche mit den heute lebenden Fischen dei allernächsten phylogenetischen Beziehungen besaßen. Diese Darlegungen setzen aber voraus, dass vorher die wahre Natur des Kieferapparates und der Flossen, paarigen wie unpaaren, erkannt werde, — und diese beiden Apparate, die eigentlichen Hauptprobleme der bisherigen Morphologie der Vertebraten, sollen den Inhalt der nächsten »Studien« bilden.

VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier.

Wie über den Ursprung des Schädels, resp. des ganzen Kopfes die Debatten in der Wissenschaft schon über hundert Jahre dauern und eine außerordentlich umfangreiche Litteratur hervorgerufen haben, so sind auch Hand und Fuß, Arm und Bein Themata geworden, welche schier unerschöpfliche Discussionen zu Tage fördern.

In früheren Zeiten begnügte man sich mit der sorgfältigen anatomischen Untersuchung, hauptsächlich des Skelettes; neuerdings hat sich aber die Embryologie entschließen müssen, Hand anzulegen, um das Zustandekommen all der verwickelten Skelettverhältnisse aufzuklären. Eine energische Wendung hat aber die Untersuchung erst genommen, seit sich zwei ziemlich schroff entgegenstehende Auffassungen über den phylogenetischen Ursprung der Extremitäten herausgebildet haben, deren eine in den Extremitäten umgebildete Kiemenbogen nebst diesen zugehörigen Kiemenstrahlen sieht, während die andere auf die Ähnlichkeit der paarigen Flossen der Selachier mit den unpaaren fußend, erstere für die Reste einer auf beiden Seiten des Körpers verlaufenden, den dorsalen und analen ähnlichen, lateralen Falte erklärt.

Der Kampf dieser beiden Auffassungen scheint mit wechselndem

Digitized by Google

Erfolge bald da, bald dorthin zu gehen, — eine eigentliche Entscheidung ist nicht erfolgt.

Es mag gestattet sein, neue Untersuchungen und neue Argumente in die Arena zu führen.

1. Entstehung und Differenzirung der paarigen Flossenmusculatur.

Es muss wohl in den technischen Schwierigkeiten der Untersuchung gelegen haben, dass bis auf den heutigen Tag Niemand mit einiger Genauigkeit anzugeben gewusst hat, von welchen präformirten Elementen des Wirbelthierembryo die Extremitätenmusculatur ihren Ausgang nimmt. Es sind zwar Angaben von Remak, Kölliker, Goette, Kleinenberg, Balfour vorhanden, aber Niemand hat den Process mit ausreichender Genauigkeit studirt; und zumal Balfour, obschon er nahe daran war, die ganze Wahrheit zu erkennen, hat doch nicht weit genug seine Untersuchungen ausgeführt, und sich dadurch die Einsicht in Beziehungen verschlossen, nach deren Zusammenhang er und viele Andere vergeblich geforscht haben.

In der Comp. Embryology II p. 555 heißt es:

»*The limb muscles are formed in Elasmobranchii, coincidently with the cartilaginous skeleton, as two bands of longitudinal fibres on the dorsal and ventral surfaces of the limbs. The cells, from which these muscles originate, are derived from the muscle-plates. When the ends of the muscle-plates reach the level of the limbs they bend outwards and enter the tissue of the limbs. Small portions of several muscle-plates come in this way to be situated within the limbs, and are very soon segmented off from the remainder of the muscle-plates. The portions of the muscle-plates thus introduced soon loose their original distinctness. There can however be but little doubt, that they supply the tissue for the muscles of the limbs. The muscle-plates themselves, after giving off buds to the limbs, grow downwards, and son cease to show any trace of having given off these buds.*«

Diese Darstellung ist nicht unrichtig, sie ist aber sehr unvollständig. Ich will versuchen, sie zu vervollständigen, und beginne meine Darstellung mit den Muskeln der Brustflosse von *Pristiurus*.

Es ist aus Balfour's Werk über die Embryologie der Selachier bekannt, dass der erste Beginn der Extremitätenbildung in der Entstehung einer Hautfalte zu erkennen ist, welche dicht hinter dem Kiemenapparat beginnt und bis zum Anus fortschreitet. Diese Falte besteht

Digitized by Google

anfänglich nur aus säulenartig neben einander gestellten Ectodermzellen.

Allmählich schiebt sich die vordere Partie dieser Falten etwas aus einander, es wächst eine Quantität Mesodermelemente hinein; dadurch erhält sie eine etwas abgerundete Contur. Etwas später geschieht dasselbe in der Nähe des Anus. Diese beiden Vorwölbungen, deren Entstehungsweise BALFOUR mit vollem Recht mit der Entstehung der nachher zu besprechenden unpaaren Flossen vergleicht, bilden die Anfänge der Brust- und Beckenflosse.

Zur Zeit da alle Kiemenspalten schon durchgebrochen sind, und die ersten Anfänge der knorpligen Kiemenbogen sich zeigen, erkennt man nun, wie die Rumpfmyotome (Urwirbel), welche in nächster Nähe der Brustflosse gelegen sind, kleine Fortsätze bilden, welche wie Säckchen dem Körper des Myotoms, auf seiner ventralen Seite, ansitzen. Jedes Myotom producirt zwei solcher Säckchen oder Knospen, ein vorderes und ein hinteres (Taf. 9 Fig. 2—4 *Mkn.*). Während die Lagerung der unteren Partien der Myotome aber schräg, d. h. von hinten nach vorn gerichtet ist, bleiben die Knospen vielmehr gerade nach unten vor Allem aber nach außen gerichtet. Die Knospen, welche anfänglich eine kuglige Gestalt haben, verlängern sich allmählich und schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab (Taf. 8 Fig. 3 u. 4 *Mkn.*). Die Zahl der Myotome zu bestimmen, welche sich in dieser Weise an der Bildung der Brustflossenmusculatur betheiligen, ist schwierig, — aus Gründen, die ich gleich entwickeln werde. Eben so wenig kann ich mit Sicherheit angeben, welches Myotom oralwärts das erste sei, von dem aus Muskelknospen zur Brustflosse abgegeben werden. Vor der Hand kommt es auch darauf nicht an.

Da die Flossen schräg gerichtet sind, so ist es gleichfalls etwas schwierig, glückliche Schnitte in horizontaler und sagittaler Richtung zu führen, — dagegen gelingen die transversalen leicht, ergeben aber nicht so gute Resultate, wegen der Ähnlichkeit der die Muskelknospen umgebenden Mesodermmassen. Indessen gelingt es doch, zu beobachten, dass die Muskelknospen, nachdem sie sich von den Myotomen abgeschnürt haben, sich wiederum verlängern, dann theilen und auf diese Weise je eine dorsale und ventrale secundäre Knospe bilden (Taf. 8 Fig. 3 *D.Mkn.*, *V.Mkn.*). Es bilden sich mithin aus jedem Myotom vier getrennte Muskelmassen, die erste durch Trennung in transversaler, die zweite in horizontaler Richtung.

Das sind die Elemente, durch deren Auswachsen die ganze Extremitätenmusculatur zu Stande kommt.

Digitized by Google

Die einzelnen Knospenabschnitte begeben sich nahe an die dorsale resp. ventrale Fläche der Flosse, — die Mitte bleibt frei, d. h. sie ist von Mesodermzellen dicht erfüllt (Taf. 9 Fig. 8, 9, 10).

Die Umwandlung der Zellen der Muskelknospen erfolgt erst, wenn alle einzelnen Knospen an ihrer definitiven Stelle angekommen sind, — bis das geschehen verharren sie alle in ihrer embryonalen Zellnatur.

2. Bildung des Flossenskeletts der Brustflosse.

Wenn die einzelnen Componenten der Flossenmusculatur alle an ihre definitiven Stellen gelangt sind, fängt der Verknorpelungsprocess des zwischen den einzelnen Muskelknospen in der Mitte befindlichen Mesodermgewebes an.

Die ersten Spuren der Verknorpelung zeigen sich an der Basis der Flosse; aber gleich darauf rückt zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äußere Peripherie der Flosse vor. Da diese Strahlen distalwärts sich verschmälern, da andrerseits der Basalrand der Flosse sich auch verschmälert, so begreift sich, dass die Strahlen an ihren Enden deutlich geschieden sind, an ihrer Basis aber so nahe an einander liegen, dass sie wie ein einziger Knorpel erscheinen, von dem aus die Strahlen distalwärts auszuwachsen scheinen.

Eine andere Knorpelentwicklung greift gleichzeitig am vordersten Rande der Flosse, zwischen ihr und den Myotomen des Rumpfes Platz. Sie hat aber eine andere Entwicklung, denn sie umgreift, von der Mitte ausgehend, in rascher Entwicklung fast den ganzen Umfang des Körpers dorsalwärts, wie ventralwärts. Es ist die Anlage des Schultergürtels.

Ich gehe auf dieselbe hier weiter nicht ein, da zu dem richtigen Verständnis dieser Bildung umfassende Erörterungen gehören, die ich an dieser Stelle wiederum nicht zu geben gesonnen bin.

3. Die Nerven der Brustflosse.

Eben so viele Spinalnerven begeben sich in die Flosse, als Myotome an der Herstellung der Flossenmusculatur betheiligt sind. Aus der Richtung der Nervenstämme kann man aber erkennen, dass die Flosse ein concentrirtes Gebilde ist, denn während die vordersten Spinalnerven sich schräg von vorn nach hinten richten, um in die Flosse zu gerathen, sind die hintersten äußerst schräg in umgedrehter Richtung

Digitized by Google

gelagert, um gleichfalls mit den ihnen zugehörigen Muskelknospen in Contact zu bleiben.

Die Nerven durchbrechen zur Zeit, da die Muskelknospen sich abschnüren, die zugehörigen Myotome etwas oberhalb dieser Abschnürungsstelle und folgen den Entwicklungen der letzteren[1]. Die näheren Umstände übergehe ich.

4. Die Beckenflosse.

Alles was von der Entstehung der Muskeln, der Knorpelstrahlen und der Nerven bei der Brustflosse gesagt ward, gilt auch von der Beckenflosse (Taf. 8 Fig. 6—8). Ein dem Schultergürtel homodynamer Knorpel fehlt aber. Das Os pubis ist nur eine nach innen gerichtete Verlängerung des durch Verschmelzung der Knorpelstrahlen zu Stande gebrachten Skeletttheiles.

Auf diese Befunde gestützt ist bereits ein entscheidendes Urtheil über die sich entgegenstehenden Gliedmaßentheorien möglich. Weder das uniseriale noch das biseriale Archypterygium GEGENBAUR's und HUXLEY's finden die geringste Stütze in den Erscheinungen der Selachierflossenentwicklung. BALFOUR's Opposition gegen diese Theorie ist vollständig berechtigt, und ich muss ihm auch beitreten in der Meinung, dass die Correctur, welche GEGENBAUR seiner ursprünglichen Annahme eines uniserialen Archypterygium hat zu Theil werden lassen, durch die auf die Ceratodusflosse gestützte Theorie des biserialen sich, wenn möglich, noch weiter von der Wahrheit entfernt.

Ich würde es nicht für erforderlich geachtet haben, die Archypterygiumtheorie ausführlich zu bekämpfen, da sie meines Erachtens gar keine Stütze mehr in den Thatsachen findet, wäre sie nicht in dem jüngst erschienenen »Lehrbuch der Anatomie des Menschen« 1883 p. 227

[1] Es liegt mir fern, mich in diesen phylogenetischen Arbeiten auf histogenetische Controversen einzulassen, aber an dieser Stelle möchte ich auch meinerseits auf die Seite derjenigen treten, welche die Verbindung zwischen Nerv und Muskel nicht präformirt sein, d. h. durch ontogenetisch frühzeitige Einheit von Nerv und Muskelfasern entstehen lassen, vielmehr annehmen, dass diese Verbindung prädestinirt sei, nämlich durch den durch Erblichkeit geregelten Lauf der Zellen, welcher es hervorbringt, dass der Nerv die ihm zugehörige Muskelpartie im Wachsthum erreicht. Meine Beobachtungen erlauben mir auch anzunehmen, dass auf diesem Wege der Nerv durch Vermehrung seiner Zellen wächst, und dass Ausläufer dieser Zellen in Verbindung mit Muskelzellen treten.

Digitized by Google

seitens GEGENBAUR's einfach wiederholt worden, ohne dass auch nur mit einem Worte der entgegenstehenden, von THACHER, MIVART, BALFOUR vertretenen, Faltentheorie gedacht wäre. GEGENBAUR bezieht sich im Gegentheil auf die Kiemenursprungstheorie, *»weil von diesem Gesichtspunkte aus eine Reihe sehr wichtiger Thatsachen auch im Bau des Menschen verständlicher wird. Das betrifft vor Allem die Musculatur und die Nerven der Gliedmaßen«*. GEGENBAUR wiederholt nun seine alte Theorie vom Wandern der Gliedmaßen, die ursprünglich dicht auf die Kiemen folgten, und umgewandelte Kiemen darstellen sollen. *»Damit hat sich eine Lageveränderung verbunden, eine Wanderung der Gliedmaßen nach hinten zu, auf welchem Wege die hintere am weitesten sich von ihrem Ausgangspunkte entfernt hat.«*

Dass die Gliedmaßen »wandern«, mag einmal zugegeben werden, obwohl dies Wandern doch cum grano salis zu verstehen ist, und in jedem einzelnen Fall recht genau untersucht und auf die dabei obwaltenden Verhältnisse der Nerven, Muskeln, Skeletttheile etc. viel eingehender Rücksicht genommen werden sollte, als bisher geschah. Vielleicht wird gerade eine sorgfältige Untersuchung der Teleostierentwicklung, die aber über den Kreis der Embryonalentwicklung hinaus zu verfolgen wäre, hierauf mehr Licht werfen.

Das Wandern in dem Sinne, wie GEGENBAUR es aber hier annimmt und wie er es schon im Jahre 1871 in Jena in einer Sitzung der medicinischen Gesellschaft aus einander setzte, als er zum ersten Male seine Theorie vom Ursprung der Extremitäten mittheilte, hat schwerlich je stattgefunden. GEGENBAUR stützt sich auch nicht auf irgend welche Beobachtung, vielmehr ist es nur ein Postulat seiner Theorie von der Herkunft der Extremitäten durch Umwandlung von Kiemen. Fällt diese Theorie, so erledigt sich auch ganz von selbst das Postulat nach dem »Wandern« der hinteren Extremität, — ganz abgesehen von den positiven Beweisen des Gegentheils.

Und somit will ich die Theorie der Entstehung der Extremitäten aus Kiemen, der ich selbst früher anhing, sogar schon ehe ich GEGENBAUR's Meinung kannte, aber immer in dem Sinne, dass zwischen Brust- und Beckenflosse die fehlenden segmentalen Kiemen ausgefallen seien (vgl. auch Ursprung der Wirbelthiere p. 12ff.), wie ich hoffe, für immer beseitigen, und dazu mich gerade der Untersuchungen über den Ursprung der Musculatur bedienen.

Die Musculatur der Kiemenbogen geht, wie wir oben sahen, aus den Muskelschläuchen der von BALFOUR zuerst beschriebenen Kopfhöhlen hervor. Die Kopfhöhlen haben, wie VAN WIJHE mit Recht und

Digitized by Google

in scharfsinniger Weise hervorhob (l. c. p. 4 ff.), ihre Homodynamie mit der Wandung der Pleuroperitonealhöhle, nur gewisse dorsale Abschnitte derselben lassen sich den Urwirbeln homodynam annehmen, und gerade diese Abschnitte gehen nicht in die Bildung der Kiemenmusculatur über. Wie weit diese dorsalen Theile der Kopfhöhlen den Urwirbeln (Myotomen) gleichzusetzen sind, darüber bin ich anderer Meinung als VAN WIJHE, und werde seiner Zeit mich darüber aussprechen. Hier genügt das Hervorheben der Thatsache, dass die sämmtlichen Muskeln der Visceralbogen aus den Kopfhöhlen stammen (der M. subspinalis, coraco-hyoideus und coraco-mandibularis gehören nicht zu den Kiemenmuskeln; vgl. oben p. 114).

In der vorliegenden »Studie« wird nun nachgewiesen, dass die Musculatur der Extremitäten durch Ursprung aus den Urwirbeln, den Myotomen, entsteht. Damit ist ein fundamentaler Unterschied gegeben. Die Urwirbel liegen von Anfang an dorsal von der Wandung der Pleuroperitonealhöhle, sind die von ihr abgegliederten dorsalen Theile der ursprünglichen Mesodermfalten des Entoderms. Bildeten die den Urwirbeln entsprechenden dorsalen Stücke der Kopfhöhlen Muskelknospen, wie die Urwirbel des Rumpfes und Schwanzes, so würden diese Knospen dorsal von den Muskelschläuchen der Kiemenbogen ihren Ursprung nehmen, d. h. die Fortsetzung der Brustflossenmusculatur würde über dem M. trapezius, über den dorsalen Theilen des M. constrictor und über den M. interarcuales liegen. Umgekehrt: bildeten sich am Rumpf noch Kiemenspalten und Kiemenbogen, so würden sie ventralwärts von den Extremitäten liegen, und das Material ihrer Muskeln müsste aus den Wandungen der Pleuroperitonealhöhle genommen werden.

Dies sind Folgerungen von großer Tragweite, denn sie stürzen einen beträchtlichen Theil des bisherigen Fundamentes der Wirbelthiermorphologie über den Haufen.

Der GEGENBAUR'schen Doctrin zufolge sollen Kiefer, Kiemenbogen, Schultergürtel, Rippen und untere Bogen des Schwanzes alle homodynam resp. serial-homolog sein (siehe Kopfskelett der Selachier p. 250 ff.), ja, ein ausgedehnter Apparat von Gründen wird in Bewegung gesetzt, um zu erweisen, dass die Visceralbogen ursprünglich Auswüchse des Achsenskeletts, speciell seines cranialen Theiles, seien. Diese Anstrengungen werden ganz besonders groß, wo es sich um die Beweise für die Thesis handelt, der Kieferbogen sei erst secundär vom Schädel abgegliedert. Darauf wird im Speciellen an anderer Stelle eingegangen werden. Hier

Digitized by Google

aber muss ausgeprochen werden, dass diese ganze Anschauung nicht zu halten ist. Wie weit Rippen und untere Bogen identisch sind, soll jetzt nicht erörtert werden, auch nicht, ob sie ursprünglich dem Achsenskelett continuirlich angehört und nur secundär davon abgegliedert seien (die Rippen nämlich); dass aber die Kiemen- und Kieferbogen nichts mit den Rippen und unteren Bogen zu thun haben, das muss hier behauptet werden, so lange nicht der Beweis erbracht ist, dass sie die nur ventral erhaltenen Theile der früher auch am Kopf vorhanden gewesenen, zwischen den hier verschwundenen Urwirbeln befindlich gewesenen Knorpelspangen, oder Kopfrippen, seien, — ein Beweis, der nirgends versucht ist und schwerlich Aussicht hat, je erbracht zu werden. Mir ist keine Thatsache bekannt, die dafür zu verwerthen wäre. Die knorpligen Bestandtheile der Visceralbogen bleiben vielmehr im Gegensatz zu den Rippen des Rumpfes und unteren Bogen des Schwanzes ventrale Bogen der Pleuroperitonealgegend des Kopfes. Existirten seriale Homologa derselben am Rumpf, so müssten sie zu den Seiten der Pleuroperitonealhöhle liegen, auch müssten sie die Gliedmaßen dorsalwärts schieben, würden also der ventralen Mittellinie zunächst liegen. Am Schwanztheil könnten sie überhaupt keinen Platz mehr finden, weil mit dem postanalen Darmabschnitt auch der postanale Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle abortirt ist.

Der Schwanz der Wirbelthiere repräsentirt heut zu Tage vorwiegend dorsale Theile seiner ursprünglichen Composition, nur die Caudalvene ist ein Überrest des alten Bauchtheiles. Umgekehrt darf man sagen: der Kopf der Wirbelthiere repräsentirt vorwiegend ventrale Theile seiner ursprünglichen Zusammensetzung, nur das Gehirn und Rückenmark ist vom Rückentheil überblieben. Vollständig ist in gewissem Sinne nur der Rumpf zwischen Brust- und Bauchflosse, beide inclusive.

Doch dies nur nebenbei, — wennschon es von größter Bedeutung ist.

Ist aber die Musculatur der Kiemen und Flossen nicht aus gemeinschaftlichem Ursprung, also nicht die letztere aus ersterer abzuleiten, so sind auch die knorpligen Theile der Flossen nicht mit knorpligen Kiemenstrahlen zu vergleichen. Letztere sind in einer verticalen Ebene über und unter einander gelagert, erstere in einer horizontalen Ebene neben einander.

Die Kiemenstrahlen entsprechen immer einem Metamer, so viel ihrer auch sind, die Flossenstrahlen entsprechen immer einer großen Zahl von Metameren von 10—30. Jedes einzelne Metamer liefert nur

Digitized by Google

immer je zwei Flossenstrahlen, zwischen den zwei dorsalen und zwei ventralen Muskelknospen des einzelnen Urwirbels, und diese zwei Flossenstrahlen liegen horizontal neben einander.

Eben so steht es mit den Nerven. Die Nerven jedes Visceralbogens, — abgesehen von Verschmelzungen, wie im Kiefer- und Hyoidbogen[1] — entsprechen einem Spinalnerven (— weitere Complicationen werden an anderer Stelle besprochen werden —); die Nerven der Flossen dagegen sind immer ein Vielfaches von Spinalnerven, wenigstens eben so viel wie Urwirbel an ihrer Musculatur betheiligt sind.

Durch all diese Erwägungen wird also die Archipterygiumtheorie widerlegt; die Brust- und Beckenflossen der Selachier ergeben vielmehr eine Structur, welche deutliches Zeugnis davon ablegt, wie ursprünglich jedes Metamer (annähernd berechnet sind es für die Brustflosse 12—14, für die Beckenflosse 10—12), dessen Myotome zur Flossenmusculatur beisteuerten, ein Flossenelement, bestehend aus zwei dorsalen und zwei ventralen Muskelbündeln, zwei Knorpelstrahlen und einem zugehörigen Spinalnervenast, abgab.

Die Betheiligung so vieler Spinalnerven an dem Plexus der Brustflosse wie an dem Plexus der Beckenflosse ist ein eben so starkes Argument gegen die Archipterygiumtheorie wie der hier erbrachte Nachweis, dass jedem Spinalnerv, der in diesen Plexus eintritt, auch ein vom zugehörigen Myotom ausgehender Beitrag zur Musculatur sich zugesellt, und dass je zwei Knorpelstrahlen dieser Musculatur angehören. Die Versuche, welche von verschiedenen Forschern gemacht sind, die Basalplatten des Metapterygium und des Beckens der Haifisch- und Ganoidenflossen als erst secundär gegliedert anzusehen, fallen gleichfalls zu Boden: diese Knorpel danken ihre massive Fügung nur der basalen Verbindung der Knorpelstrahlen.

So weit wäre ich also geneigt, mich durchaus auf die Seite der THACHER-BALFOUR-MIVART'schen sogenannten Seitenflossentheorie zu stellen, — mit ausdrücklicher Reserve: über die Bedeutung des Schultergürtels erst später mich auszusprechen.

Die genannten drei Forscher gehen nun aber so weit, auf diese Befunde gestützt, von dem Vorhandensein seitlicher continuirlicher Flossenfalten zu sprechen, welche eben so wie die unpaaren

---

[1] Die Speculationen GEGENBAUR's über diese Theile des Visceralbogensystems, vor Allem die Auseinandersetzungen über Ursprung und Bedeutung des Hyomandibulare, müssen gleichfalls beanstandet werden. Eine der nächsten »Studien« wird sich damit beschäftigen.

Digitized by Google

Rücken- und Bauchflossen den Körper der Selachiervorfahren umgaben. Während von diesen letzteren so bedeutende, ja nahezu vollkommene Bildungen erhalten blieben, seien von den lateralen Flossenfalten eben nur die Brust- und Beckenflosse übrig geblieben. Und damit es auch hier nicht an dem Elemente fehle, welches für die Wirbelthiermorphologie so verhängnisvoll geworden ist, werden die bekannten seitlichen Falten des *Amphioxus* citirt, als Rest der eigentlichen Urzeitsbildung seitlicher Flossenfalten der Wirbelthiervorfahren.

Diesen Schlüssen versage ich meine Zustimmung, und werde jetzt den Beweis erbringen, dass sie eben so unhaltbar sind, wie die GEGENBAUR-HUXLEY'sche uni- und biseriale Archipterygiumtheorie.

5. Wie verhält sich der zwischen Brust- und Beckenflosse gelegene Rumpftheil mit Bezug auf die vermeintliche Seitenfalte?

An diese sehr natürliche Frage hat keiner der drei Urheber der Seitenflossenfaltentheorie gedacht. Und doch ist sie sehr wichtig.

Ich beschrieb oben, dass die äußersten Myotome, welche an der Muskelbildung der Brustflosse Theil nehmen, sich, — die einen von vorn, die andern von hinten — schräg gegen die Basis der Flosse begeben, und ihre Muskelknospen darin ablagern.

Was thun nun die auf die äußersten dieser Flossenbildungsmyotome folgenden Segmente?

Sie bilden wie die vorhergehenden gleichfalls Muskelknospen, welche aber nicht zur weiteren Entwicklung gelangen, und allmählich zu Grunde gehen (Taf. 8 Fig. 5, Taf. 9 Fig. 7 u. 8).

Diese Thatsache scheint nun gerade im Gegentheil die Seitenfaltenflossentheorie zu stützen. Denn wenn die zwischen Brust- und Beckenflossen, dieser Theorie zufolge, vorauszusetzende Strecke der Falte nicht zu Grunde gegangen wäre, so würden diese Muskelknospen sich eben so ausgebildet haben, wie die der Brust- und Beckenflosse, und wir hätten eine vollständige Seitenrumpfflosse gehabt.

Das scheint so, ist aber doch nicht richtig. Gehen wir weiter.

Betrachtet man die Lagerung der Brust- und Beckenflosse zu einander und zum Rumpf, so wird man gewahr werden, dass die Linie, welche von der ersteren zur zweiten gezogen wird, nicht eine der Längsachse des Thieres parallele, vielmehr gegen die Mittellinie des Bauches,

Digitized by Google

genauer gesagt: gegen die Afteröffnung convergirende ist (Taf. 8 Fig. 3 bis 9). Offenbar hat die ausgefallene Partie der Falte eben auch diese Richtung gehabt, ja, die Embryonen von *Centrina* zeigen noch mit der größten Deutlichkeit eine starke Hautfalte, welche Brust- und Beckenflosse verbinden.

Der Linie dieser Falte folgend zieht sich auch die untere Grenze der Myotome zwischen Körperwand und Darm gegen den After hin, und so werden, dieser Linie entsprechend, auch die Muskelknospen abgeworfen, welche die Musculatur der ganzen Flosse einstens gebildet haben.

Aber der After ist nur der Endpunkt des Darmes, nicht zugleich der Endpunkt der Myotome. Letztere fahren vielmehr mit größter Regelmäßigkeit fort, auch hinter dem Ende der Beckenflosse ihre Muskelknospen abzuwerfen (Taf. 8 Fig. 9 u. 10). Gehen diese nun auch zu Grunde, wie die der Myotome des Rumpfes zwischen Brust- und Beckenflosse?

6. Entwicklung der unpaaren ventralen Flosse der Selachier.

Die ventrale Hautfalte, aus welcher die ventrale unpaare Flosse hervorgeht, legt sich an, wenn die hintersten Myotome des Rumpfes sich definitiv von den zugehörigen Abschnitten der Leibeshöhle getrennt haben. In demselben Stadium erkennt man auch die Anlage der Beckenflossenfalte, die genau eben so erscheint, wie die unpaare Falte.

Die weitere Entwicklung der beiden Falten, paarigen und unpaaren, gleicht sich durchaus. Die obere Ectodermleiste wird durch eine Mesodermwucherung hinausgedrängt, bei den paarigen Flossen zu einer außen gerundeten, vorspringenden Platte, bei der unpaaren continuirlich unter der ganzen Länge des Schwanzes (Taf. 8 Fig. 11). Letztere erreicht eine den Höhendurchmesser des Schwanzes, je weiter nach der Spitze zu, um so beträchtlicher übertreffende Ausdehnung, ohne dass in ihr eine andere Differenzirung Platz greift, als dass das Mesodermgewebe sich lockert.

Verfolgt man nun den Lauf der Beckenflosse von vorn nach hinten, so erkennt man, dass sie in ihrer Anheftung an den Rumpf in der oben bezeichneten Weise immer stärker convergirt, so dass sie schließlich statt seitlich vom Körper abzustehen vielmehr senkrecht beiderseits neben dem After sich zeigt (Taf. 8 Fig. 8).

Digitized by Google

Ihrer Ansatzlinie folgt innen die ventrale Grenzlinie der Myotome; die von diesen abgelösten Muskelknospen liegen an der Basis der senkrecht herabhängenden Beckenflosse. Die Nerven, welche zu ihnen treten, durchbohren nicht mehr die Myotome wie bei der Brustflosse, sondern begeben sich direct auf der Innenseite derselben zu den Muskelknospen.

Das Abwerfen der Muskelknospen seitens der Myotome dauert aber hinter dem Ende der Beckenflosse genau in derselben Weise fort, wie hinter der Brustflosse. Die abgeworfenen Knospen liegen an der Stelle, wo später die Basis der unpaaren Flosse sich befindet; dicht über ihnen enden ventral die Myotome, auf gleicher Höhe liegt die Vena caudalis, die Fortsetzung der Vena subintestinalis. Die Spinalnerven fahren fort, sich an die Muskelknospen zu inseriren, indem sie in ihrem Lauf direct senkrecht nach unten steigen.

Es ist mir nun zwar noch nicht gelungen, die directe Umwandlung dieser postanalen Muskelknospen in Muskelfasern zu verfolgen; auch kann ich nicht behaupten, dass sie sich überhaupt in Muskelfasern verwandeln; es ist sehr wohl möglich, dass sie abortiren, wie die Muskelknospen des Rumpfes zwischen Brust- und Beckenflosse. Es besteht aber trotzdem die größte Wahrscheinlichkeit, dass diese postanalen Muskelknospen, resp. die auf der ganzen Länge des Schwanzes ihnen folgenden, homodynamen Partien der Myotome, seien sie nun zuerst definitiv abgeschnürte Knospen, oder mit den Myotomen in Contact oder Continuität bleibende Muskelpartien, sich zu den Muskeln der unpaaren ventralen Flosse umwandeln, welche unpaare Flosse somit ursprünglich eben so wie Brust- und Beckenflosse paarig gewesen sein muss.

Betrachtet man nämlich die definitive Musculatur der ventralen unpaaren Flosse, ihre Lagerung zu der Rumpfmusculatur, ihre Innervirung, ihre Lagerung in der Flosse selbst, so kann es Niemand entgehen, dass diese drei Instanzen völlig congruent mit denen sind, die ich oben als die Beziehungen der postanalen Muskelknospen beschrieben habe.

Und fragt man sich ferner, woher denn die Musculatur der unpaaren Flosse hätte genommen werden sollen, wenn nicht von den ventralen Enden der Myotome, so wird man zugeben müssen, dass in der That keine andre Quelle dafür übrig bleibt.

Auf die außerordentliche Ähnlichkeit der unpaaren und paarigen Flossen ist schon von vielen Autoren hingewiesen worden, — ja, es ist mir eine besondere Freude, hervorheben zu können, dass schon im Jahre

Digitized by Google

1871 von Prof. HUMPHRY [1] in Cambridge eine Hypothese geäußert ward, welche durchaus mit den hier gegebenen Nachweisen harmonirt; dass aber Prof. HUMPHRY nicht durchdrang mit seinen Meinungen, lag wohl hauptsächlich an dem mangelnden Nachweis über den Ursprung der Flossenmusculatur.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle von dem Skelett der unpaaren Flosse mehr zu sagen, als dass es gleichfalls, wie das der paarigen von Anfang an in einer Reihe von einfachen knorpligen Flossenstrahlen besteht. Die weiteren Differenzirungen, die Verbindung derselben mit andern knorpligen Elementen will ich erst ausführlicher behandeln, wenn ich das eigentliche sogenannte Achsenskelett bespreche.

Es liegt aber nahe, da die ventrale unpaare Flosse als hervorgegangen aus paarigen lateralen anzusehen ist, zu fragen: wie verhält sich denn die dorsale unpaare Flosse? Darauf soll die Antwort nun folgen.

7. Die unpaare dorsale Flosse der Selachier.

Die dorsale Flosse folgt auch ihrerseits der bereits bekannten Bildungsweise der lateralen und ventralen Flossen. Anfänglich als eine Falte des Ectoderms angedeutet, schiebt sie sich nach oben empor, das Mesodermgewebe drängt sie hinaus, und sie bildet gleichzeitig mit den andern einen dorsalen Kiel, auf dem Querschnitt einem gleichschenkligen Dreieck gleichend, dessen Basis je nach der Region und nach dem Entwicklungsstadium breiter oder schmäler erscheint (Taf. 8 Fig. 7—11).

Das Punctum saliens ist auch hier die Frage nach der Herkunft der Musculatur. Die Antwort ist sehr einfach: Die Musculatur entsteht genau so, wie die der paarigen und der unpaaren ventralen Flossen: durch Abwerfen oder Abschnürung von Muskelknospen aus dem dorsalen Ende der Myotome. Die Knospen sind mit äußerster Regelmäßigkeit gebildet, und lagern sich genau an die Basis der auf dem Durchschnitt dreieckigen Flosse (Taf. 8 Fig. 7, 9 und 10 *D.Mkn.*). Hier wandeln sie sich allmählich in Muskelfasern um, genau in der Weise der Muskelknospen der paarigen Flossen, nur mit dem Unterschiede, dass es zu keiner sagittalen Trennung in äußere und innere Knospen kommt, vielmehr bleiben sie in einem einzigen Bündel verbunden.

Bald nach ihrer Anlagerung an die Basis der Flosse entstehen im

[1] Journal of Anat. and Physiology. V. p. 59 ff.

Digitized by Google

Mesodermgewebe derselben eben so wie in Brust-, Becken- und Bauchflossen einfache unpaare Knorpelstrahlen, die anfänglich ohne jede Verbindung mit andern Skelettelementen bleiben. Ihre späteren Beziehungen und Verbindungen werde ich gleichfalls erst schildern, wenn ich die Verhältnisse des Achsenskelettes darstelle.

Die Innervation dieser Muskelknospen resp. Muskelbündel erfolgt durch einen aufsteigenden Ramus dorsalis der Spinalnerven. Derselbe scheint unmittelbar von den unteren Wurzeln derselben auszugehen, aber freilich so nah dem dorsalen Ganglion gelagert, dass es schwierig erscheint, die Nichtbetheiligung dorsaler Fasern behaupten zu wollen.

Der überaus deutliche Befund bei der dorsalen Flosse spricht nun zwar sehr vernehmlich zu Gunsten der oben als höchst wahrscheinlich ausgegebenen Ursprungsweise der Musculatur der unpaaren ventralen Flosse, aber zugleich scheint er theoretische Schwierigkeiten zu bereiten, die sich gar nicht stark genug betonen lassen.

Wir sahen vorher, dass die unpaare Bauchflosse aller Wahrscheinlichkeit nach aus der Verbindung der paarigen seitlichen Flossenfalten hervorgegangen, also nicht ursprünglich unpaar ist.

Wie steht es nun aber mit der dorsalen? Es findet sich keine zweite laterale Falte, welche sich in die unpaare dorsale fortsetzen ließe, zumal diese gelegentlich bis auf den Schädel reicht. Wie lösen wir diesen Conflict?

Die Lösung ist da, aber zu ihrer Darlegung muss ich ziemlich weit ausholen.

8. Phylogenetischer Ursprung der paarigen und unpaaren Flossen.

Legen wir uns zunächst die Frage vor, welcher Umstand die ventrale Verbindung der paarigen Flossen hinter dem After hervorgebracht hat, so ergiebt die Betrachtung je eines Querschnitts vor und hinter dem After augenblicklich die Antwort: das Vorhandensein resp. das Nichtvorhandensein des Darmcanals. Der Darm ist der augenscheinliche Grund für diesen Unterschied.

Es braucht natürlich nicht betont zu werden, dass der Darm nicht etwa nachträglich in den Körper hineingerathen ist, um die Flossen zu trennen, — es leuchtet vielmehr ein, dass der Darm, als Ur-Organ, allen übrigen Bildungen vorangeht, dass alle sich nach ihm zu richten haben. Wie verhält sich aber der Darm zum Schwanze?

Der erste Forscher, welcher darauf hinwies, dass anfänglich im

Digitized by Google

Wirbelthier-Embryo ein postanaler Abschnitt des Darms bestände, der sich allmählich von dem überbleibenden präanalen abschnüre, war GOETTE, in seinen »Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus« (Arch. f. mikr. Anat. V. p. 115) und in der »Entwicklungsgeschichte der Unke« p. 774. Darauf beschrieb BALFOUR ein ähnliches Verhältnis von den Selachiern (Developm. of Elasmobr. Fishes p. 218 ff.). Eine Erklärung dieses merkwürdigen Verhaltens gab keiner von beiden Autoren.

Es ist aber klar, dass dieser postanale Abschnitt nicht darum gebildet wird, um später zu Grunde zu gehen, wie BALFOUR beschreibt, oder um ein Lymphgefäß zu werden, wie GOETTE angiebt. Das ist schon darum unmöglich, weil aus dem postanalen Darm eben so die Chorda sich abschnürt, wie aus dem präanalen, weil ferner der Nebendarm (s. GOETTE, Archiv f. mikrosk. Anat. V. p. 115, ferner Entw. der Unke p. 269 u. 775, ferner BALFOUR l. c. p. 227, SEMPER, Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen p. 39, EISIG, Zoolog. Anzeiger 1878 p. 148) sich z. Th. aus der postanalen Partie abschnürt, und schließlich, weil der bekannte Zusammenhang des Nervenrohres mit dem Darm durch eben diesen postanalen Abschnitt vermittelt wird. Alle diese Thatsachen beweisen, dass der postanale Abschnitt des Darmcanals ein von Anfang an gleichwerthiger Abschnitt des ganzen Darmtractus ist.

Wenn aber dieser postanale Abschnitt in den Vorfahren der Fische als vollkommener Darm fungirte, — wo war dann der After? Ist es denkbar, dass derselbe After schon damals und von Anfang an fungirte, den wir heute als After der Wirbelthiere kennen? Ich habe auf diese Frage schon im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 25 geantwortet, — aber meine Auseinandersetzung hat dasselbe Schicksal gehabt, was der ganzen Schrift zu Theil ward, nur BALFOUR hat anerkannt, dass das von mir bezeichnete Problem existire und dass man es nicht todtschweigen könne, setzt aber hinzu »DOHRN's explanation of the new anus does not appear to me quite satisfactory« (Comp. Embryol. II, p. 268 Anm.).

Das ist sehr begreiflich bei BALFOUR's Standpunkt, der immer auf *Amphioxus* und Tunicaten gestützt bleibt, und als letzten Deus ex machina gar die Nemertinen heranzieht. Ich selbst muss durchaus auf der Richtigkeit jener damals geäußerten Anschauungen bestehen, und werde sie jetzt mit neuen Gründen versehen und weitere Folgerungen daraus ziehen.

Setzen wir den Fall, der postanale Darm wäre nicht zu Grunde gegangen, wie würde dann der jetzige Schwanz der Selachier erschei-

Digitized by Google

nen? Genau so, wie der vor dem After liegende Rumpf. Die Spiral-Klappenbildung des Darms, — über deren Deutung ich mir vorbehalte, später zu sprechen, — würde sich höchst wahrscheinlich weit in den Schwanz fortgesetzt haben, andre zugehörige Bildungen, wie vor Allem die Leibeshöhle, ebenfalls; der ganze Darm aber würde den Umfang des Schwanzes so ausgedehnt haben, dass die seitlichen Flossenfalten nicht in der Mittellinie des Bauches hätten zusammenstoßen können, sondern jederseits in einer, mit der Längsachse des Körpers parallelen Linie sich seitlich fortgesetzt hätten.

Hat nun die Annahme, dass der After von Anfang an dort befindlich gewesen sei, wo er jetzt sich findet, die geringste Wahrscheinlichkeit? Ist anzunehmen, dass die Speisen, welche die Vorfahren der Fische zu sich nahmen, über den After weggingen, einen langen blindgeschlossenen Darmabschnitt passirten, nur um in ihn wieder zurückzukehren und dann erst durch den After entleert zu werden? Ist es wahrscheinlich, dass dieser Körperabschnitt, welcher den postanalen Darm enthielt, sich bildete, mit Ursegmenten, Nervensystem, Chorda dorsalis, etc. etc., nur um einen langen Blindsack des Darms zu beherbergen? Davon kann keine Rede sein. Vielmehr muss mit allem Nachdruck behauptet werden, dass der postanale Darmabschnitt einstens vollgültig fungirte und an seinem Ende, welches zugleich das Ur-Ende des ganzen Körpers war, einen After besaß.

Dann aber begreifen wir auch, dass der jetzige After eine Neubildung sein muss. Zwei After können nicht von Hause aus bestanden haben: eben so wenig wie zwei Mundöffnungen. Wenn aber ein bestehender After verschwinden soll, so kann dies nur geschehen, wenn ein neuer After bereits präformirt ist. Mit einem absolut geschlossenen Darme konnten die Vorfahren der Fische begreiflicherweise nicht existiren. Will man also nicht annehmen, dass eine zufällige Bildung, etwa eine pathologische Darmfistel der Anfang des gegenwärtigen Afters gewesen sei, so wird man sich wohl entschließen müssen, wiederum zum Recept des Functionswechsels zu greifen und darüber nachzudenken, welche Art von Öffnungen an demjenigen Theile des Darmes präformirt oder präexistent gewesen sein könnte, um aus sich eine neue Afteröffnung hervorgehen zu lassen.

Ich muss hier, ohne weitere eingehende Begründung, — die einen allzugewaltigen Umfang annehmen würde, als dass ich sie so nebensächlich aussprechen dürfte, — nochmals wiederholen, dass ich im gegenwärtigen After eine verschmolzene Kiemenspalte erblicke. Im »Ursprung der Wirbelthiere« hob ich hervor, dass ich über die Phylo-

Digitized by Google

genese der Eingeweide nicht vorbereitet sei, bestimmte Hypothesen zu äußern; ich habe Zeit gehabt, diese Lücke auszufüllen, und werde nicht ermangeln, seiner Zeit und in der richtigen Reihenfolge die Ergebnisse dieser Forschungen mitzutheilen. Dieselben erlauben mir aber durchaus daran festzuhalten, dass der After aus verschmolzenen Kiemenspalten hervorgegangen sei. Somit bestand einstens an der Stelle der jetzigen Afterspalte kein After, sondern zwei median nicht verbundene Spalten, zwischen welchen hindurch die Vena subintestinalis ging, die damals denn auch in ihrem weiteren Laufe, der jetzigen Vena caudalis, dem Darmcanal ventral unterlag.

Wird nun aber hierdurch der Umfang des Schwanzes bedeutend vergrößert, so kann dieser Umfang eben nur gewonnen werden durch Zwischenschieben der durch die Verschmelzung der seitlichen Flossenfalten ausgefallenen ventralen Theile der Leibeswand, d. h. desjenigen Theiles, von dem auf p. 168 gesagt ward, der Bauchtheil fehle dem Schwanze. Und damit würde denn eben die unpaare ventrale Flosse zu zwei seitlichen Flossen reintegrirt.

Lässt sich nun aber ein ähnlicher Vorgang voraussetzen für die Entstehung der unpaaren dorsalen Flosse? Wenn die Abstammung der Musculatur für die ventrale Flosse das Kriterium war, um ihren ursprünglich paarigen Bau zu erweisen, — wenn ferner das Zugrundegehen des alten Afters und des postanalen Darmabschnittes den Anlass zur Verschmelzung der paarigen Flossen gab, — wenn die Bildung der Musculatur der dorsalen Flosse parallel mit der der ventralen resp. lateralen ging, — wo ist das dem Ausfallen des Darmes parallele Ereignis, welches das Unpaarwerden der dorsalen Flosse begreiflich macht?

Nun, ich glaube, es ist nicht weit zu suchen. Es wird wohl wenig Phylogenetiker geben, die nicht überzeugt seien, dass der Medullarcanal ursprünglich eine offene Platte gewesen sei, und dass seine, in der ontogenetischen Entwicklung vor sich gehende Schließung zu einem Rohre nur die Recapitulation eines Vorganges sei, der in der Stammesgeschichte stattgefunden habe. In dieser Frage stimmen glücklicherweise auch Balfour und ich überein (vide Comp. Embryol. II, 262). Dann aber ergiebt sich ganz von selber, dass eine unpaare dorsale Flosse nicht bestanden haben könne, dass ihre Bildung vielmehr erst diesem Schließungsprocess nachgefolgt sein muss. Dann würden natürlich die Muskelknospen, welche dorsalwärts von den Myotomen abgeworfen werden, sehr viel weiter seitwärts gelegen haben, dann würden die dorsalen Spinalnervenäste ebenfalls statt nach oben, vielmehr nach außen gerichtet gewesen sein. Und damit wären denn eben zwei dorsale

Digitized by Google

seitliche Flossenfalten gegeben, wie die ventralen bereits bestanden, die ihr dauerndes Paradigma in den noch heut existirenden Brust- und Beckenflossen hinterlassen haben.

Nun kommt aber noch eine Schlussfrage.

Waren denn diese Flossen von Hause aus wirklich Falten?

Dass sie in der ontogenetischen Entwicklung als Falten entstehen, ist vollkommen sicher. Wer also der Meinung ist, dass all und jede Entwicklungsweise des Embryo die unverfälschte Recapitulation der Stammesgeschichte ist, der wird nicht weiter fragen. Die Vertreter einer solchen rigorosen Fassung des sog. biogenetischen Grundgesetzes werden aber wohl je länger um so schwieriger ihren Standpunkt festhalten können. Ich habe ihn schon lange aufgegeben, ihn eigentlich nie getheilt.

Auch in dieser Frage glaube ich ein andres Verfahren einschlagen zu sollen. Wir haben jede Veranlassung, die Wirbelthiere als segmentirte Thiere anzusehen. Von der serialen Metamerie derselben ist Jedermann so überzeugt, dass es Eulen nach Athen tragen hieße, wollte ich darüber noch weiter sprechen. Im Embryo sehen wir zwar die großen Organsysteme auf einmal angelegt, aber nachträglich tritt bei vielen derselben die Segmentirung theils wie mit einem Schlage, theils von vorn nach hinten allmählich vorschreitend ein.

Wir sehen nun die Musculatur der Flossen durchaus metamerisch auftreten, wir wissen, dass ihre Nerven eben so metamerisch entstehen, auch ihr Skelett folgt denselben Bahnen, — ich glaube darin liegt für uns hinreichende Bürgschaft, um die ganzen Flossen von Hause aus uns metamerisch zu denken.

Wir sahen nun schon, dass die Archipterygiumtheorie, uniserial oder biserial, nicht haltbar war, dass trotz aller Deutungen und Umdeutungen[1] die Knorpelstrahlen der Flossen sich nicht aus Knorpelstrahlen

---

[1] Mr. St. George Mivart hebt hervor (l. c. p. 459): *»recent experience has abundantly shown to what different interpretations, more or less hastily assumed, special homologies may lend themselves. Thus even so distinguished a naturalist, as Prof. Gegenbaur has found it needful to change his teaching upon this subject no less than three times since* 1865. *These repeated modifications, however are far from being any discredit to that gifted anatomist; on the contrary, they testify, to his flexibility of mind, and to his eagerness to adopt new truths rather than to adhere with pertinacity to any original view with which his name may have become associated. Nevertheless such changes show that the subject is one apt to mislead; and I am the more persuaded of this, since I believe he will find it desirable to make yet a fourth change, as I venture o think, that even in his last view he, in common with Professor Huxley, is mistaken.«*

Digitized by Google

von Kiemen ableiten lassen. Wir mussten also der entgegenstehenden Faltentheorie THACHER-BALFOUR-MIVART's den Vorrang einräumen.

Aber die ursprüngliche Lage dieser Falten konnte schwerlich die sein, welche jene Autoren annehmen. Die Falten hatten offenbar ihre Bedeutung in der Erleichterung der Locomotion und der Gleichgewichtsstellung der Thiere. Wenn aber die Locomotion doch im Wesentlichen durch die Muskeln des Körpers selbst besorgt ward, so war eine vierfache Faltenbildung vom Übel, die Balance des schwimmenden Körpers wurde durch zwei horizontale, oder durch zwei verticale Falten vollkommen gesichert; jede weitere Oberflächenvergrößerung durch Faltenbildung hätte nur die Geschwindigkeit der Bewegung hemmen können. Offenbar ist dies auch der Grund, warum wir die Verschmelzung der dorsalen Gebilde zur dorsalen unpaaren Falte, und die der ventralen hinter dem After zur unpaaren Bauchflosse gewahren.

Nehmen wir nun aber an, — und die Untersuchung hat uns dazu ein Recht gegeben, — dass zwei dorsale und zwei ventrale seitliche Falten vorhanden waren, dass aber diese Falten ursprünglich aus metamerisch getrennten Fortsätzen der Segmente bestanden, dass ferner der Darm der Wirbelthier-Vorfahren den ganzen Körper, also auch den Schwanz, durchzog, und dass das Medullarrohr noch kein Rohr, sondern eine bilateral-symmetrische Platte vorstellte, — wer kann leugnen, dass wir dann ein Thier vor uns haben, welches die augenscheinlichste Ähnlichkeit mit einem Annelid hat? Wird nicht die dorsale Reihe von Fortsätzen, also diejenige, welche neuralwärts sitzt, mit den ventralen Parapodien der Anneliden vergleichbar sein? und die ventrale, also die der Vena subintestinalis zunächst liegende, mit den dorsalen Parapodien?

Ich weiß wohl, diese meine Auffassung der Homologien des Vertebraten- und Anneliden-Körpers hat nicht das Glück gehabt, den herrschenden Autoritäten zu gefallen, — ganz im Gegentheil hat z. B. Prof. GEGENBAUR sie als das Muster[1] einer »unwissenschaftlichen, unkritischen und auf grobe Unwissenheit« basirten Verirrung hingestellt.

Das klingt zwar sehr peremptorisch, aber wir hatten schon mehr als eine Gelegenheit, Prof. GEGENBAUR Anschauungen vertreten zu sehen,

---

Sollte Professor GEGENBAUR bereits den vierten Wechsel seiner Ansichten vorgenommen haben, so wird er vielleicht um so eher nun auch den fünften machen, als er bei demselben wohl auch auf die Gesellschaft von Mr. GEORGE MIVART rechnen darf.

[1] GEGENBAUR, Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. (Morph. Jahrb. I p. 5 und 6.)

Digitized by Google

welche nicht durchaus unangreifbar waren. Offen gestanden, weiß ich nicht, was wissenschaftlich, was unwissenschaftlich sei, habe sogar einige Zweifel darüber, ob Prof. GEGENBAUR mich darüber zu meiner Befriedigung aufklären könnte. Dass man grob unwissendgenannt werden darf, im Vergleich mit einem Manne von Prof. GEGENBAUR's Wissen, gebe ich um so lieber zu, als, sollte sich dieser Vorwurf etwa gegen mich richten, ich nicht vergessen kann, dass ich Prof. GEGENBAUR's Schüler war. Nur im Punkte der Kritik kann ich mich nicht so leicht ergeben, möchte vielmehr glauben, dass diesmal die kritische Vorsicht nicht auf Seiten des berühmten Anatomen war. Prof. GEGENBAUR warf mir diese Kritiklosigkeit schon vor, als ich ihm im Sommer 1871 die Anschauungen vortrug, die ich im »Ursprung der Wirbelthiere« drei Jahre später niederschrieb, — stellte immerhin aber in entfernte Aussicht, seine Meinung zu ändern, wenn ich Beweise beibrächte. Nun, einen Theil derselben enthalten diese »Studien«, ein weiterer und noch viel ausgedehnterer wird in ihren Fortsetzungen gefunden werden, — vielleicht wird dann der dreifache Bannfluch der Unwissenschaftlichkeit, Unwissenheit und Kritiklosigkeit, mit der die Anneliden-Abstammungstheorie belegt worden, wieder aufgehoben, und vielleicht trifft er dann gerade die entgegengesetzte Auffassung, die sich bisher der Gunst hoher Autoritäten erfreute.

Nachtrag. — Die vorliegende Arbeit war bereits in den Druck gegeben, als in dem von GEGENBAUR herausgegebenen »Morphologischen Jahrbuch« IX, p. 117—162 eine neue Arbeit von Dr. M. DAVIDOFF: »Beiträge zur vergl. Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische« erschien, worin anlässlich genauer Schilderung der anatomischen Verhältnisse der Beckenflosse des *Ceratodus* von Neuem auf die Erörterung der Archipterygiumtheorie und der entgegenstehenden THACHER-MIVART-BALFOUR'schen Faltentheorie zurückgegriffen, und letztere als ungenügend, erstere aber als begründet dargestellt wird.

Es war anfänglich nicht meine Absicht, auf diese in den letzten Jahren mit einer gewissen Erregung geführten Debatte weiter einzugehen, als die obigen Angaben nöthig machten. Denn ich bin überzeugt, dass dieselben den Streit aus der Welt schaffen, und beiden Parteien Unrecht geben müssen, größeres freilich der GEGENBAUR'schen Archipterygiumtheorie. Da aber auch in dem WIEDERSHEIM'schen Handbuch in kurzer, aber klarer Weise die Streitfrage dargestellt und zu beantworten gesucht wird, so will ich doch noch auf verschiedene Beobach-

Digitized by Google

tungsfehler und Trugschlüsse aufmerksam machen, die bei allen bisherigen Darstellungen mit unterzulaufen scheinen.

Ich halte mich zunächst an die Darstellung WIEDERSHEIM's. Es heißt dort p. 159:

»Vorn wie hinten unterscheiden wir einen dem Rumpf angelagerten, halbringförmigen Abschnitt, den wir einerseits als Schulter-, andrerseits als Beckengürtel bezeichnen. An jeder dieser beiden, in ihrer niedersten Form sehr einfachen, Knorpelspangen können wir einen dorsalen und ventralen Abschnitt unterscheiden und auf der Grenze zwischen beiden gelenkt die vom Rumpf abstehende freie Extremität. — Letztere legt sich bei Selachiern zusammen mit dem Schulter- und Beckengürtel als ein Continuum an, erst später kommt es zur Abgliederung und dadurch zur Bildung eines Schulter- und Hüftgelenks.«

Hier ist der erste Fehler. Es ist nicht richtig, dass sich Schultergürtel und Schulterflosse als ein Continuum anlegen. Im Gegentheil; der Schultergürtel hat von Hause aus nichts mit der Schulterflosse zu schaffen, es ist vielmehr eine Angliederung, nicht eine Abgliederung, welche stattfindet. Ganz im Gegentheil hierzu steht die Beckenflosse, an der kein Theil besteht, der homolog, oder homodynam mit dem Schultergürtel wäre. Es ist nur Schein, wenn von einem Beckengürtel gesprochen wird: es giebt, — wenigstens nach dem bisherigen Befunde bei Embryonen — nichts, was auf Gleichwerthigkeit mit dem Schultergürtel Anspruch erheben könnte. Die knorpligen Theile des sog. Beckengürtels resultiren nur aus Verschmelzung der basalen Portion der Flossenstrahlen der Beckenflosse, — die knorpligen Theile des Schultergürtels dagegen sind von den Flossenstrahlen der Brustflosse gänzlich unabhängig und existiren bereits, ehe die letzteren angelegt werden.

Ich habe mich, überlegter Weise, oben eines Meinungsausdruckes über die wahre Bedeutung des Schultergürtels enthalten, nicht weil ich darüber in Zweifel sei, sondern weil es sich um eine Reihe damit zu verbindender Auffassungen handelt, deren Darlegung an dieser Stelle für den Gang meiner Untersuchungen zu früh wäre. Wie weit der Schultergürtel in der That zu den Kiemenbogenbildungen zu rechnen sei, das wird später aus einander gesetzt werden, wenn der Boden für eine Reihe neuer Anschauungen geebnet ist.

WIEDERSHEIM fährt fort:

»Principiell existirt bei den Selachiern kein Unterschied in der Anlage der vorderen und hinteren Extremität« (das ist richtig!) »resp. des Schulter- und Beckengürtels« (und dies ist falsch!). Hier wie dort handelt es sich, ganz ähnlich wie beim Skelett der unpaaren Flossen, um eine Reihe paralleler Knorpelstrahlen, welche aber an ihrer Basis nicht getrennt sind, sondern ab origine einer

Digitized by Google

in der Flossenbasis liegenden Spange, einem Basipterygium uniserial aufsitzen (BALFOUR).«

Dies ist wiederum nicht richtig. Ein Basipterygium als einheitliche Spange existirt weder bei der Brust- noch bei der Beckenflosse. Was als Basipterygium beschrieben ist, stellt nur die verschmolzenen, weil sehr nah an einander liegenden, Basen der Flossenstrahlen dar und existirt nicht unabhängig von diesen.

»Das Vorderende dieses in der Längsachse des Körpers liegenden Basipterygiums, das dem Metapterygoid der ausgebildeten Selachierflosse entspricht und welches sich später zum Becken- und Schultergürtel abgliedert, wächst dorsal- und ventralwärts aus und umschließt spangenartig den Rumpf. Dies gilt in erster Linie für den die mächtig entwickelte Brustflosse tragenden Schultergürtel, während der Beckengürtel in der Regel auf einer ursprünglicheren Entwicklungsstufe stehen bleibt und so ein conservativeres Verhalten documentirt (BALFOUR).«

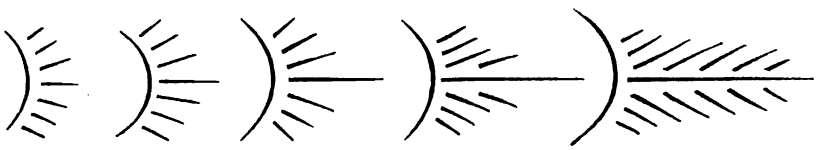
Es gilt nicht für den Schultergürtel, sondern ausschließlich für den Beckengürtel, dessen Verhalten also weder conservativer noch ursprünglicher genannt werden kann. WIEDERSHEIM fährt dann fort:

»Es muss zugegeben werden, dass sich bei der so verlaufenden Entwicklungsgeschichte der Selachierflosse die Möglichkeit einer Ableitung derselben von dem Kiemenbogen-Apparate nicht absehen lässt, obgleich sie andrerseits auch keinen directen Beweis für die THACHER-BALFOUR'sche Hypothese liefert.«

In der That fällt die GEGENBAUR'sche Ableitung von Kiemen, wie wir oben sahen, völlig zusammen, aber hauptsächlich zufolge des Nachweises des Ursprungs der Musculatur der Flossen, welche dieselbe als Theilproducte der Urwirbel erkennen lässt, während die Muskeln der Kiemen als umgewandelte Producte der ventral davon liegenden Pleuro-Peritonealwandung anzusehen sind. Ferner weil die Kiemenstrahlen vertical über einander liegen und einem Segmente entsprechen, während die Flossenstrahlen horizontal hinter einander liegen und vielen Segmenten angehören, schließlich weil jede Kieme nur von einem Zweige des Vagus resp. Glossopharyngeus innervirt wird, die Flossen aber die Elemente von wenigstens 12 Spinalnerven in dem Plexus brachialis vereinigen.

WIEDERSHEIM bemerkt darüber:

»Was nun die GEGENBAUR'sche Auffassung der Entstehung der paarigen Gliedmaßen betrifft, so begründet sie ihr Autor in folgender, genialer Weise: Das Kiemenskelett besteht aus knorpligen mit sog. Strahlen besetzten Bogen:



Digitized by Google

»Einer dieser Strahlen übertrifft die andern an Länge und kann selbst zum Träger ihrer kleinen Nachbarn werden. So bekommen wir also einen dem Kiemenbogen aufsitzenden Hauptstrahl, der secundäre Strahlen trägt. Dieses Strahlensystem, welches die Grundform der freien Extremität, das sog. Archipterygium GEGENBAUR's darstellt, kann zum Ausgangspunkt dienen für die paarigen Gliedmaßen sämmtlicher Wirbelthiere. Stets handelt es sich dabei um einen mehr central gelagerten Theil d. h. um den aus den Kiemenbogen hervorgegangenen Extremitätengürtel und ein peripher sich anreihendes Strahlensystem, aus dem die freie Extremität hervorgeht. Diese Auffassung scheint durch den von WIEDERSHEIM gemachten Fund bei Dipnoern (*Protopterus*) für die Vorderextremität eine sehr bedeutende Stütze zu erhalten. Während nämlich der Schulterbogen aller Fische, wenn er auch die respiratorische Kammer nach hinten noch abschließen hilft und also eine den Kiemenbogen sehr benachbarte Lage hat, doch immerhin der Peripherie des Rumpfes näher und dem Niveau der Kiemenbogen entrückt erscheint, so verharrt er bei *Protopterus* in seiner tieferen, mehr centralen Lage. Zuweilen trägt er zeitlebens functionirende äußere Kiemen und drittens wird nicht nur die Schultermusculatur, sondern die ganze freie Extremität bis zur Spitze hinaus zum großen Theil von Vagus-Elementen versorgt.

»Wenn dadurch zum großen Theil die Ableitung der vorderen Extremität von dem Kiemenbogensystem als sehr plausibel zu betrachten ist, so muss diese auch für die hintere Extremität in gleicher Weise möglich sein, denn beide besitzen, wie BALFOUR an Selachiern gezeigt hat, principiell dieselbe Anlage. Nun erscheint mir aber dies nach der GEGENBAUR'schen Auffassung schon aus folgendem Grund nicht möglich. Wir treffen nämlich den Beckengürtel, den wir uns von seinem Locus nascendi nach GEGENBAUR mehr oder weniger weit nach rückwärts gewandert denken müssen, gerade bei solchen Thieren, wo wir die ursprünglichsten Verhältnisse anzutreffen erwarten können, wie bei den Ganoiden, Dipnoern und Selachiern, am rudimentärsten und der vorauszusetzenden Form eines Kiemenbogens am allerunähnlichsten. Wenn nun GEGENBAUR diesen Einwurf dadurch zu entkräften sucht, dass er alle jene Beckenformen für rückgebildet erklärt, so ist durchaus nicht einzusehen, warum gerade der central gelegene, also der den äußeren Einflüssen nur wenig oder gar nicht exponirte Theil des Beckengürtels eine solch bedeutende Reduction erfahren haben soll. Wo ein Reductionsprocess am Skelett auftritt, geht er stets von der Peripherie aus und schreitet von hier aus proximalwärts fort, so dass die mehr in den Rumpf einbezogenen Theile erst ganz zuletzt von ihm ergriffen werden (Extremitätengürtel der Scinke, Amphisbaenen und Gymnophionen).

»Viel ungezwungener und natürlicher erklärt sich jene Thatsache im Sinne BALFOUR's, der, wie ich oben schon vorübergehend bemerkt habe, das Becken als auf niederer Entwicklungsstufe stehen bleibend auffassen gelehrt hat, und so scheint mir, Alles erwogen, die THACHER-MIVART-BALFOUR'sche Auffassung der Entstehung der paarigen Flossen vor der GEGENBAUR'schen den Vorzug zu verdienen.«

Vorstehende Auseinandersetzung ist darum so schwankend, weil die entscheidenden Thatsachen eben so wenig zur Kenntnis WIEDERSHEIM's gekommen waren, wie zu der GEGENBAUR's oder BALFOUR's und weil überall die phylogenetisch-richtige Grundlage für die Erkenntnis der Vertebraten-Morphologie durch die Ascidien-Amphioxus-Legende

Digitized by Google

versperrt ist. Die Verhältnisse des *Protopterus* bedürfen jedenfalls einer weiteren Aufklärung und werden ohne Kenntnis der embryonalen Entwicklung wohl kaum bewältigt werden können. Was nun aber den GEGENBAUR'schen Versuch angeht, eine Wanderung der hinteren Gliedmaße von vorn nach hinten herauszudeuten, — ein Versuch, der mit Eifer von seinen Schülern aufgenommen und geradezu als ein bewiesenes Factum angesehen wird (s. DAVIDOFF u. A.), so will ich mich jetzt zu einer Prüfung der geltend gemachten Argumente wenden.

Dieselben finden sich am concentrirtesten dargestellt in einem Aufsatz GEGENBAUR's: »Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen.« Morpholog. Jahrbuch V, p. 521 ff. In diesen »Bemerkungen« bespricht GEGENBAUR auch die Theorie THACHER-MIVART's, und nimmt Stellung zu BALFOUR's Nachweis der embryonalen Falten, aus denen die Extremitäten entstehen. Ich halte es für passend, auch aus diesem Aufsatz einige Stücke zu reproduciren und mit kritischen Bemerkungen zu versehen.

Es tritt gleich von vorn herein die Frage nach der Berechtigung auf, die hintere Gliedmaße als eine »conservativere« Bildung gegenüber der Brustflosse zu betrachten. GEGENBAUR, der diesen Gesichtspunkt zuerst geltend machte, unterstützt ihn von Neuem mit Argumenten, die sich aber nicht auf den Ursprung sondern auf die aus der Flosse später sich hervorbildenden Structuren beziehen. Ich erneuere meinerseits den Protest gegen diese Doctrin: sie wird durch kein werthvolles Argument gestützt, und die Argumente, zu deren Kräftigung sie dienen soll, sind an sich hinfällig. Wir brauchen aber gar keine Doctrin über Conservativismus der hinteren und Progressismus der vorderen Extremität. Nichts wird dadurch gewonnen oder klarer, — vielmehr ist Manches dunkler gemacht.

GEGENBAUR wendet sich dann gegen THACHER's Argumentation mit dem Betonen des Satzes, die Störe repräsentirten spätere Formen als die Selachier. Das ist eine viel umstrittene Behauptung, und lässt sich weder erweisen noch bestreiten. Alle dazu benutzten Argumente leiden an dem Fehler, auf dogmatischem Boden gewachsen zu sein und den Charakter des Circulus vitiosus zu besitzen.

Dann geht GEGENBAUR auf den Kern der Sache ein und sagt:

»Nun ist bei allen übrigen Gnathostomen, bei Selachiern wie bei *Chimaera*, bei *Ceratodus* wie bei den Dipnoern ein und derselbe Typus des Gliedmaßenskelettes zu erkennen, den ich Archipterygium genannt habe, und auch in den höheren Wirbelthieren nachwies. Diesen Zustand des Archipterygium habe ich dann von, ähnliche Verhältnisse bietenden Befunden des Kiemenskelettes abgeleitet und so die Gliedmaße mit einem bekannten Apparate in Zusammenhang gebracht. Die Ent-

Digitized by Google

stehung der Gliedmaße hat damit einen Ausgang gewonnen, und es wurden für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht. Solche bestehen nun für die THACHER-MIVART'sche Hypothese nicht. Das muss betont werden. Es besteht keine Einrichtung, welche den Gliedmaßen in jener Annahme homolog wäre. Das was jene Autoren in dieser Beziehung beibringen, das Skelett der medianen Flosse, gehört doch wahrlich nicht hierher und hat höchstens den Werth analoger Einrichtungen. Die in den realen Befunden vorhandene Lücke wird nun von jenen Autoren durch die Annahme, dass der Befund bei *Polyodon* den niedersten vorstelle, und durch die fernere Annahme, dass solche einzelne Knorpelstäbchen, in der Seitenfalte entstanden, sich zu einem Gliedmaßenskelett zusammengeschoben hätten, auszufüllen versucht. Und darin liegt eine wesentliche Differenz unserer Hypothesen. Ich beziehe die Verhältnisse der Gliedmaßenskelette auf etwas Bekanntes, Erwiesenes, jene beziehen das Gliedmaßenskelett auf etwas Unbekanntes, Unerwiesenes, das sie erst postuliren.«

Diese Argumentation ist in der That etwas auffallend, besonders jetzt nachdem das von THACHER-MIVART gemachte Postulat als vollkommen richtig erwiesen ist. Ist denn in aller Welt eine Hypothese nicht berechtigt logisch begründete Postulate zu machen, so viel sie will? Hat eine Hypothese nur dann erst wissenschaftlichen Werth, wenn sie mit 20 Kupfertafeln und 30 Bogen Text armirt auftritt? Eine Hypothese, die nachher als richtig erwiesen wird, muss doch wohl gesündere, berechtigtere Argumente und Postulate benutzt haben, als eine andere, von der kein Stein auf dem andern bleibt, sobald einmal die entscheidenden Thatsachen gefunden sind. GEGENBAUR behauptet, er habe durch die Verbindung des Archipterygium mit den Kiemen »für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht«. Vergleichen kann man eben Alles, es fragt sich, welche Übereinstimmung sich ergiebt. Dass beide Gebilde toto coelo verschieden sind, haben wir oben gesehen, — also die vermeintlichen Vorzüge der GEGENBAUR'schen Hypothese über die andere verwandeln sich sogar ins Negative, und THACHER-MIVART-BALFOUR hatten größere Einsicht in die Sachlage, als sie die Gliedmaßen auf nichts »Bekanntes« bezogen, vielmehr etwas »Unbekanntes« postulirten. Und es ist sehr naheliegend zu argumentiren, dass das angenommene »Bekannte«, die Kiemenbogen, eben auch nicht bekannt waren, wenigstens durchaus nicht in dem Maße, dass mit ihnen in der Weise operirt werden konnte, wie GEGENBAUR es that. Die Ontogenie der Kiemenbogen blieb GEGENBAUR eben so unbekannt, wie die der Flossen, — und nur das Dogma von dem Alles überragenden Werthe der »vergleichenden Methode« hat zur Folge haben können, dass in einer so fundamentalen Frage fortdauernd mit stumpfen Waffen gekämpft wurde. GEGENBAUR fährt dann fort:

Digitized by Google

»Anders verhielt es sich, wenn nachgewiesen wäre, dass die Elemente des Flossenskelettes in einem ontogenetisch frühen Zustande zerstreut, über eine Strecke der Seitenfalte vertheilt wären. Ein solcher Nachweis ist bis jetzt noch nicht gebracht, und so lange wird auch jene Auffassung als nicht genügend begründet gelten müssen.«

Ja wäre das erbracht gewesen, so wäre eben die Auffassung nicht nur genügend begründet, sie wäre eben erwiesen gewesen. Als Hypothese war sie ausreichend begründet auch ohne diesen Nachweis, und jedenfalls besser als die Archipterygiumtheorie.

GEGENBAUR will nun in *Polyodon* statt ein primitives Verhalten vielmehr reducirte Verhältnisse sehen. Das ist so lange ein willkürliches Vorgehen, als nicht die Embryologie der einzelnen Ganoiden bekannt ist. Die Tendenz, die aber dabei mitspielt, ist die: eine Art von Beckengürtel zu construiren, welcher auf einen Kiemenbogen reducirbar wäre, — denn das erfordert die Archipterygiumtheorie. Dann fährt die Darstellung folgendermaßen fort:

»Wenn wir aber für unsre Auffassung die Annahme einer Wanderung der Gliedmaße und zwar vorwiegend der hinteren, nöthig haben, so ist die gegnerische Auffassung nicht besser daran. Ihr zufolge müssen getrennt von einander entstehende, einer größeren Anzahl von Metameren entsprechende Knorpelstäbchen zusammentreten, um die Gliedmaße zu constituiren. Es werden also zwei Dinge hypothetisch, erstlich die Knorpelstäbe, und zweitens deren Zusammentreten. Eines ist so wenig wie das Andere zur Beobachtung gekommen. Nach unsrer Auffassung ist es der ganze Gliedmaßenapparat, der die Verschiebung resp. die Wanderung eingeht, und dieses ist eben so durch die Vergleichung erweisbar, wie die Constituirung der Gliedmaße selbst aus einem Kiemenbogen ableitbar ist.

»Während ich also nur eine Hypothese nöthig habe, um die Genese der Gliedmaße zu verstehen, eben die Ableitung von den Kiemen, bedarf die THACHER-MIVART'sche Annahme deren zwei, einmal des Zusammentretens von Knorpelstäbchen, und zweitens der Genese solcher Stäbchen als metamerer Gebilde in der Seitenfalte.«

Diese Argumentation zu charakterisiren fällt mir etwas schwer! Wie? Die Archipterygiumtheorie erfordere nur eine hypothetische Annahme? Ist denn die Identität der Flossenstrahlen und der Kiemenstrahlen nicht eine Hypothese? Ist es nicht rein hypothetisch, dass angenommen wird, ein mittlerer Kiemenstrahl habe sich so weit vergrößert, dass die dorsal und ventral von ihm befindlichen, statt auf dem Kiemenbogen zu articuliren, auf dem vergrößerten Kiemenstrahl selbst articuliren? Oder hat Prof. GEGENBAUR Beobachtungen zur Verfügung, die diese Hypothese zur Thatsache stempeln? Ist ferner die Identität der Musculatur der Flossen mit der eines Kiemenbogens auch nur von ferne nachzuweisen versucht worden? Wo ist der Adductor arcuum visceralium? Wo der Constrictor? Oder kennt Prof. GEGENBAUR irgend einen Kiemen-

Digitized by Google

bogen mit einer so colossalen Anzahl von Kiemenstrahlen, wie sie z. B. in den Brustflossen der Rochen sich vorfinden? Muss er nicht in all diesen Verhältnissen zu Hypothesen greifen, um seine Auffassung zu begründen?

Die Ableitung der Extremitäten von den Kiemen habe ich auch versucht, und kam auf diesen Gedanken, wie gesagt, lange, ehe Prof. GEGENBAUR seine Theorie bekannt machte. Aber eine Wanderung habe ich nie postulirt, sondern immer vorausgesetzt, dass die Kiemen an allen Segmenten des Wirbelthierkörpers vorhanden gewesen seien, sich aber nur an der Stelle der jetzigen Brust- und Beckenflosse erhalten hätten, während die übrigen zu Grunde gegangen resp. umgewandelt seien. Auch noch viele Jahre nach dieser ersten Hypothese habe ich im »Ursprung der Wirbelthiere« ähnliche Gedanken entwickelt, — und ich bin in der glücklichen Lage meine Gedanken zum größten Theile als richtig beweisen zu können. Freilich die Extremitäten sind aus den Kiemen nicht entstanden, — das war ein Irrthum, in den auch ich verfiel; aber die Annahme einer Wanderung einer Kieme von vorn nach hinten, um dort Beckenflosse zu werden, habe ich niemals auch nur entfernt für begründet gehalten und dem fruchtlosen Streit darüber geduldig zugesehen, bis meine sonstigen Beschäftigungen mir erlauben würden, meine eignen Anschauungen zu erweisen.

Es ist nun aber erstaunlich zu sehen, dass GEGENBAUR sogar die embryonalen Seitenfalten der Selachier zu Gunsten der Archipterygium-Kiementheorie verwendet. Er sagt:

»Endlich wäre noch von der Seitenfalte zu sprechen, deren Kenntnis wir BALFOUR's Untersuchungen zu danken haben. . . . . An ihrem vorderen Ende legt sich die Brustflosse, am hinteren die Bauchflosse an, indem diese daselbst leistenförmig hervorsprossen. In dem Zwischenraume lässt die Linie nichts wahrnehmen, was auf in ihr entstehende metamere Gebilde beziehbar wäre. Es fragt sich nun, ob diese Verdickung, welche zu den Gliedmaßen zu gehören scheint, — mehr kann mit Sicherheit nicht von ihr ausgesagt werden, — nicht auf die Wanderung der Hintergliedmaße bezogen werden kann. Wenn die Stelle, an der eine Gliedmaße auftritt, bei Selachiern zuerst durch eine epitheliale Verdickung bezeichnet wird, so kann man sich vorstellen, dass in dem Maße, als im Verlaufe langer Generationsfolgen die Hintergliedmaße allmählich nach hinten rückte, die bei der ersten ontogenetischen Differenzirung in einer Veränderung des Epithels sich äußernde Spur des früheren Auftretens der Gliedmaßen an einer weiter vorn befindlichen Örtlichkeit sich vererbte. Aus den einzelnen Etappen, welche die genannte Gliedmaße auf ihrem Wege zurücklegte, ginge so jene lineare Verdickung des Epithels hervor. Diese Linie kann nicht in einzelne Abschnitte gesondert sein, weil die Gliedmaße ja nicht ruckweise fortschritt, sondern ihren Weg Metamer um Metamer zurücklegte. Den zurückgelegten Weg bezeichnet jene Linie, die vergänglicher Natur ist, wie der als ihr zu Grunde liegend angenommene Vorgang ein transitorischer war.

Digitized by Google

»So möchte ich denn auch die Seitenfalte zu Gunsten meiner Auffassung der Gliedmaßen deuten und denke, dass diese Deutung eben so berechtigt ist, wie jene andere, ja eigentlich noch mehr (! !). Denn wenn in der Seitenfalte der Ausdruck lateraler Fortsatzbildungen liegen soll, die ursprünglich in metamerer Vertheilung sich später in die beiden Gliedmaßen zusammengezogen hätten, so könnte die Falte auf den in die Gliedmaße übergegangenen Strecken nicht wohl existiren (???), müsste also da unterbrochen sein, oder wenn das nicht zugegeben werden soll, so wäre auch da die Wiederholung eines früheren, aber vorübergegangenen Zustandes zu statuiren, und damit würde auch für meine Deutung der Seitenfalte das Wesentliche zugestanden sein.«

Man fragt gewiss mit Recht, warum dieses ganze Spinngewebe von Wenns und Abers nicht durch autoptische Untersuchung von Haifischembryonen verificirt ward? Wir sahen schon oben bei der Erörterung der sog. äußeren Kiemenbogen, wie unfähig sich die sog. Vergleichung der ausgewachsenen Formen erwies, das Problem zu lösen, und wie doch die schwerst wiegenden Folgerungen auf die aller ungenügendste Basis gebaut wurden. Hier haben wir denselben Vorgang. Hätte Prof. GEGENBAUR sich durch eigne Untersuchung über den Thatbestand unterrichtet, so würde er eben mit Leichtigkeit haben finden können, dass die betreffende Falte zu einem beträchtlichen Stück in die Brustflosse aufgeht, d. h. mit dem Eindringen der mesodermatischen Elemente und der Muskelknospen sich ausdehnt, und dass eben so ein beträchtliches über eine Mehrzahl von Körpersegmenten sich erstreckendes Stück zur Beckenflosse wird. Von einer durch Wanderung der hinteren Gliedmaße hervorgerufenen Hautfalte zu reden, verstehe ich nicht recht, und Prof. GEGENBAUR scheint gar nicht daran gedacht zu haben, dass auch die unpaare Rücken- und Analflosse ebenfalls erst durch Hautfalten angelegt werden. Ist denn die hintere Extremität vielleicht auch über Rücken und Bauch gewandert??

Aber damit hat die Sache noch nicht einmal ihr Ende. Es werden nun auch die Plexusbildungen der Spinalnerven herbeigezogen, um theils die Wanderung der Extremitäten zu erweisen, theils durch einen Zirkelschluss in optima forma durch sie erklärt zu werden. Es heißt p. 525.

»— in der Wanderung der Gliedmaßen liegt nun ein Causalmoment für die Plexusbildung und durch v. DAVIDOFF ist deren Entstehung dargethan worden. Es wird nun in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die andre sich anreihen. Wenn wir diese Befunde nur aus stattgefundener Lageveränderung der Hintergliedmaße sammt ihrer, eben von jenem Nerven versorgten Musculatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbelthiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzirung, die sich aus der an der Musculatur vorgegangenen Differenzirung ableiten lässt. Die Beziehung der einfacheren Geflechte der Selachier und Ganoiden zur Gliedmaße ist auch an der

Digitized by Google

ziemlich distal von der Austrittsstelle vorhandenen Verbindung der bezüglichen Nerven ausgedrückt. Auch darin liegt ein niederer Zustand, der allmählich einem anderen weicht, in welchem die Nervenverbindungen näher gegen die Austrittsstelle emporrücken. Was aber bezüglich dieser Nervenverhältnisse für die hintere Gliedmaße gilt, wird auch für die vordere nicht ungültig sein. Auch an dieser ist schon bei den Selachiern ein Verschieben nach hinten zu vor sich gegangen, so dass sie über eine größere Anzahl von Metameren hinweggerückt ist. Als Causalmoment hierfür ist von mir die mächtige Entfaltung des Kiemenapparates aufgestellt worden. So ist die Gliedmaße mit neuen Metamerengebieten in Zusammenhang gebracht worden, daher hier wieder eine größere Anzahl von Nerven, die sich unter einander verbinden, in Zusammenhang mit der Gliedmaße getreten ist. Von diesem Gesichtspunkte also, dass die die Gliedmaßen versorgenden Rami ventrales der Spinalnerven durch eine allmählich entstandene Lageveränderung der Gliedmaßen sich unter einander verbinden müssen, ist es möglich die Bildung der Ansae und der daraus ferner hervorgehenden Plexusse zu verstehen.«

Glücklicherweise haben wir oben nachweisen können, dass ganz andre und eben durchaus begreifliche Processe zur Plexusbildung führten, nämlich das Einbegreifen von mindestens 10, sehr häufig aber von ungleich mehr Urwirbelsegmenten und von ihnen herstammender Musculatur in die Brust- und Beckenflossen. Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerv mit in die Flosse hinein, und, da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Circumferenz sich ablösen und zu der, so viele und so verhängnisvolle Irrthümer der Deutung hervorrufenden Gestalt sich ausbilden, so ergiebt sich eben mit Nothwendigkeit, dass die Ansae und Plexus zu Stande kommen mussten, um ihre Nervenelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossenmuskeln gelangen zu lassen. Von einer durch Wanderung zu erklärenden Plexusbildung kann also gar keine Rede sein, — um so weniger, als die Wanderung selbst ins Gebiet der Fabeln gehört.

Nach all diesen Darlegungen halte ich es nicht für erforderlich auch noch die letzten Äußerungen GEGENBAUR's (in einer Besprechung der E. v. RAUTENFEL'DSchen Untersuchungen der Beckenflosse der Ganoiden und Teleostier, Morph. Jahrb. IX, p. 325 und 26) der Kritik zu unterwerfen, obwohl mehrere Argumente dazu wohl auffordern. Interessant wird es aber sein, im Anschluss an die jetzt aufgedeckten Grundbeziehungen der Wirbelthierextremitäten die detaillirten Aus- und Umgestaltungen ihrer einzelnen Componenten zu verfolgen, — doch dazu wird sich später Zeit und Gelegenheit finden.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Horizontalschnitte von *Pristiurus*-Embryonen zur Darstellung der Differenzirung der Blutgefäße, Musculatur und Knorpel der Kiemenbogen.

Fig. 1 u. 2. Fünf Kiemenspalten sind durchgebrochen.

E. Epithel des Ecto- oder Entoderms, deren Grenzen nicht mehr bestimmbar sind.

A. Arterienbogen.

Mu. Muskelschläuche der Kopfhöhlen.

Me. Mesodermzellen.

N. Nerven, Vagus- oder Glossopharyngeus-Äste.

Fig. 3. Alle Kiemenspalten sind durchbrochen; die hinteren Kiemenfäden sind angelegt. Die Muskelschläuche der Kopfhöhlen sind in noch verbundene distale und proximale Abschnitte ausgezogen. Die Schnitte gehen durch Hyoidbogen und 1. und 2. Kiemenbogen. Buchstabenbezeichnung wie oben. Es kommen hinzu:

K.A. Kiemenblattausstülpungen.

V.V. Vordere Vene.

H.V. Hintere -

D.Mu. Distale Portion des Muskelschlauches.

Pr.Mu. Proximale - - -

Fig. 4. Weitere Differenzirung. Anlage des Kiemenknorpels. Trennung der Muskelschläuche. Bildung der Venencommissuren. Buchstabenbezeichnung wie oben; neu:

Comm. Quercommissuren der Kiemenvenen.

I.K. Beginn der Differenzirung des inneren Kiemenbogens aus Mesodermzellen.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch das Spritzloch, Hyoid- und 1. und 2. Kiemenbogen. Man erkennt die Venencommissuren, welche im zweiten Kiemenbogen die Anlage des knorpligen Kiemenbogens zwischen sich fassen. Die Muskelschläuche sind dorsal umgebogen. Die Kiemenfäden sind nur bei dem Spritzloch in der Anlage getroffen, bei den übrigen Kiemenbogen liegen sie außerhalb des Schnittes. Die Spritzlocharterie zeigt am Ursprung die Aufnahme der Venenquercommissuren.

Sp. A. Spritzlocharterie.

Ki. Unterkieferknorpel in der Anlage.

Fig. 6—11. Horizontalschnitte vom Rücken zum Bauch durch Hyoid- und ersten Kiemenbogen, bei Fig. 8—11 auch durch Kieferbogen. Man erkennt, wie im Hyoidbogen eine Scheidung in distale und proximale Portion des Muskelschlauches nicht erfolgt, die dagegen in Fig. 7—11 im ersten Kiemenbogen vollständig durchgeführt wird.

O.Ki. Oberkiefer.

U.Ki. Unterkiefer.

Digitized by Google

Tafel 6.

Darstellung der Lagerungsbeziehungen zwischen Kiemenknorpel, Knorpelstrahlen, proximaler und distaler Muskelschlauchportionen, Arterien, Venen und Venencommissuren am Hyoid- und 1. und 2. Kiemenbogen. — *Hy*. Hyoidbogen; *I* und *II*: erster und zweiter Kiemenbogen. Die Schnitte gehen vom Rücken zum Bauch; zwischen Fig. 1 und 2 fehlt ein Schnitt, zwischen Fig. 2 und 3 desgleichen, zwischen Fig. 4 und 5 fehlen 3 Schnitte, zwischen Fig. 5 und 6 fehlen 3 Schnitte, zwischen Fig. 6 und 7 fehlen 2 Schnitte, zwischen Fig. 7 und 8 fehlen 3 Schnitte.

Bei allen Schnitten sind die doppelt-contourirten Blutgefäße die Arterie, resp. der aus dem dorsalen Theil derselben hervorgegangene Aortenbogen. Charakteristisch ist die Lagerung der Arterie zwischen den Musculi interbranchiales, also den inneren Abschnitten der distalen Portion des Muskelschlauches und der Knorpelstrahlen, während die vordere Kiemenbogenvene vor den Muskeln, die hintere hinter den Knorpelstrahlen sich findet.

Fig. 1 zeigt einen Schnitt, welcher durch die Basalia des 1. und 2. Kiemenbogens gegangen ist; die proximalen Portionen der entsprechenden Muskelschläuche verlaufen an der Hinter- und Außenseite derselben, aus ihnen werden Theile der Musculi interarcuales. Vor den Knorpeln verlaufen die entsprechenden Aortenbogen, deren jeder aus dem Zusammenfluss der vorderen Vene des zugehörigen Visceralbogens und der hinteren des vorhergehenden sich bildet, dessen Stamm aber der dorsale Theil des ursprünglichen Arterienbogens ist.

Fig. 2 stellt einen Schnitt dar, welcher gerade die Gliederungsstelle zwischen Basale und oberen Mittelpunkt des 1. und 2. Kiemenbogens getroffen hat. Die proximale Portion des Muskelschlauches liegt dicht am oberen Mittelstücke an.

Fig. 3 zeigt, wie die proximale Portion vom Knorpel des oberen Mittelstückes umwachsen wird.

Fig. 4 zeigt die proximale Portion des Muskelschlauches des ersten Kiemenbogens vom Knorpel eingeschlossen, dieselbe stellt also die obere Partie des M. adductor dar.

Fig. 5 zeigt die proximalen Portionen in beiden Kiemenbogen als M. adductores auf der Innenseite der Mittelstücke.

Fig. 6 desgleichen.

Fig. 7 zeigt die proximalen Portionen als untere Partien der Adductoren vom Knorpel der unteren Mittelstücke umwachsen. Der 2. Kiemenbogen zeigt die Quercommissur der Venen.

Fig. 8 zeigt dies Verhältnis noch ausgeprägter; die Knorpel der Kiemenbogen nehmen bereits durchaus horizontale Richtung und bilden die Stücke, welche nach ihrer Abgliederung Copularia heißen. Quercommissur der Venen nach dem 1. Bogen.

Fig. 9 zeigt am 2. Kiemenbogen den Muskelschlauch bereits ventral vom Kiemenbogen, der nicht mehr durch den Schnitt getroffen wurde.

Auf allen Schnitten zeigt sich das Hyoid-Hyomandibulare immer ohne Adductor.

Tafel 7.

(Embryonen von *Scyllium canicula* und *Torpedo*.)

Fig. 1—4 stellen Schnitte von *Scyllium canicula* dar, welche in einem Winkel von 50° vom Rücken zum Bauch geführt sind, um Sagittal- oder wenn man

Digitized by Google

will Querschnitte auf die Kiemenspalten und Kiemendiaphragmen darzustellen.

Hy. Hyoidbogen. *I, II, III, IV.* 1., 2., 3., 4. Kiemenbogen. *A.* Kiemen-Arterien. *V.V.* Vordere Venen, *H.V.* Hintere Venen. *I.K.* Innere Knorpel-Kiemenbogen. *A.K.* Sog. äußere Kiemenbogen. *K.St.* Knorpelstrahlen. *M.add.* Musc. adductores. *M.int.* Musc. interbranchiales. *M.constr.* M. constrictores. *M.int.arc.* Musc. interarcuales.

Fig. 1 zeigt den der Medianlinie entferntesten, Fig. 4 den der Medianlinie nächsten Schnitt. Verfolgt man jeden Bogen auf den vier Figuren, so gewahrt man von außen nach innen

auf dem Hyoidbogen (*Hy*) bei Fig. 1 gar keine Knorpel, die erst auf Fig. 3 und 4 als die terminalen Enden der Knorpelstrahlen sich zeigen; die M. constrictores liegen vor ihnen. Die erste Kiemenspalte ist auf Fig. 1 und 2 unten, also ventralwärts offen, auf Fig. 3 und 4 schon geschlossen. An der Basis der durchschnittenen Kiemenfäden sieht man die doppelt-contourirten Arterienzweige durchschnitten.

Auf dem 1. Kiemenbogen (*I*) gewahrt man bei Fig. 1 zwei, bei Fig. 2 zwei, bei Fig. 3 drei, bei Fig. 4 vier Knorpelstrahlendurchschnitte. Man sieht auch bei Fig. 1 den dorsalen sog. äußeren Kiemenbogen durchschnitten, derselbe gehört aber dem inneren knorpligen Kiemenbogen des 2. Kiemenbogens an, und ragt nur mit dem terminalen nach unten gerichteten Stück in den ersten Kiemenbogen hinüber. Der entsprechende ventrale äußere Kiemenbogen tritt erst auf Fig. 3 und 4 auf. Der Arterienstamm des ersten Kiemenbogens wird auf keinem der Schnitte getroffen, nur die primären Äste. Eben so wenig sind die Venenstämme, die Quercommissuren und noch viel weniger ist der innere Kiemenbogen getroffen und die M. adductores.

Auf dem 2. Kiemenbogen (*II*) zeigt Fig. 1 drei Knorpelstrahlen, einen dorsalen und einen ventralen, dem dritten inneren knorpligen Kiemenbogen zugehörigen äußeren Kiemenbogen (Knorpelstrahl); der Arterienstamm ist einmal der Länge nach getroffen, in der Mitte des Bogen dorsal und ventral sind Äste durchschnitten; auch die hintere Kiemenvene ist getroffen, der Länge nach; auf Fig. 2 ist ein Knorpelstrahl da durchschnitten, wo er dem inneren Kiemenbogen aufsitzt, so dass beider Elemente im Schnitt zu erkennen sind. Die Arterie ist in größerer Ausdehnung durchschnitten, die hintere Vene ist zweimal getroffen. Die hintere Kiemenblättchenreihe fällt schon außerhalb (distalwärts) des Schnittes. Bei Fig. 3 ist der innere Kiemenbogen getroffen an seiner äußeren Peripherie, der dorsale äußere Kiemenbogen zeigt seinen basalen in dem 3. Kiemenbogen wurzelnden Abschnitt. Bei Fig. 4 ist das in noch stärkerem Grade der Fall.

Auf dem 3. Kiemenbogen (*III*) ist bei Fig. 1 der innere Kiemenbogen gerade in seiner Gelenkstelle geschnitten, zeigt also Stücke des oberen und unteren Mittelstückes; und dicht darunter eine Spur der durchschnittenen Venencommissur. Bei Fig. 2 weichen die Theile der beiden Mittelstücke schon mehr aus einander, bei Fig. 3 umfassen sie von oben, unten und vorn den M. adductor, bei Fig. 4 trennen sie sich völlig als ein Schnitt durch das obere und einer durch das untere Mittelstück. Bei Fig. 3 sieht man wie ein Bündel der proximalen Portion des Muskelschlauchs über den Knorpel hinweg an seine Außenseite geht, um zu dem M. interarcuales zu werden, der zum Basale des 4. Kiemenbogens geht. Auf Fig. 4 ist das noch ausgeprägter.

Der 4. Kiemenbogen (*IV*) zeigt schon bei Fig. 1 den M. adductor, und die

Digitized by Google

Durchschnitte der oberen und unteren Mittelstücke des innern Bogens. Bei Fig. 3 ist der Schnitt durch die Verbindung des oberen Mittelstückes mit dem zugehörigen Basale gegangen, bei Fig. 4 ist letzteres der Länge nach auf dem Schnitt getroffen, und am unteren Mittelstücke sieht man wie es beinah schon aus einander weicht, um die Adductorfasern durchzulassen zur Bildung des M. coraco-branchialis. Beim 4. Kiemenbogen wird der sog. äußere Kiemenbogen gar nicht mehr getroffen, sogar sein Basaltheil liegt schon außerhalb der Schnittfläche; die ventralen dagegen sind noch auf Durchschnitten zu erkennen. Die Kiemenspalten zwischen 3. und 4. Bogen hängen schon mit einander durch das entsprechende Darmstück zusammen.

Fig. 5 und 6. Sagittalschnitte durch *Torpedo*-Embryonen.

Fig. 5 ist mehr nach außen gelagert als Fig. 6, zeigt die Kiemenspalten auch in ihren dorsalen Theilen. Über den Spalten *Thy* die einzelnen, jeder Spalte zugehörigen Stücke der Thymus. *Spr.* Spritzlochspalte, *Spr.K.* Spritzlochknorpel. *Comm.* Die lange Commissur von der hinteren Hyoidvene zur Spritzlocharterie, die bei dem Hyomandibulare *Hyomand.* vorbeizieht. *Ki.* Anlage des Unterkiefers. *M.constr.* Muscul. constrictor superficialis. *M.add.* Musc. adductores. *M.lev.* ist der Hebemuskel des Hyomandibulare. *Aort.B.* sind die aus dem Zusammenfluss der Kiemenvenen gefüllten, aber ursprünglich die dorsalen Theile der Kiemenarterien vorstellenden Aortenbogen. *V.jug.* ist die große Vena jugularis. *N.fac.* Nervus facialis. *N.gl.ph.* Nervus glosso-pharyngeus. *N.vag.* verschiedene Äste des N. vagus. *Corac.* Coracoidstück des Schultergürtels. Die übrigen Buchstabenbezeichnungen wie oben.

Tafel 8.

Fig. 1 und 2. Horizontalschnitte eines Embryo von *Scyllium canicula*, um den Beginn der Thymus zu zeigen.

Thy. Anschwellung der oberen Partie des Kiemenspaltenepithels, woraus die Thymus wird. *Ven.jug.* Vena jugularis. *Urw.* Urwirbel. *Sp.G.* Spinalganglien. *Spr.* Spritzlochspalte. *I, II, III.* 1., 2., 3. Kiemenspalte.

Fig. 3—11. Querschnitte eines Embryo von *Pristiurus*, den Ursprung der Musculatur der paarigen und unpaaren Flossen darstellend.

Fig. 3. Schnitt durch die Brustflossengegend. *Ao.* Aorta. *Ven.* Venenstämme. *Ch.* Chorda. *Md.* Medulla spinalis. *Sp.G.* Spinalganglion. *S.C.* Seitenlinie. *Sp.N.* Spinalnerv. *Pl.p.H.* Pleuroperitonealhöhle. *Urw.* Urwirbel. *D.Mkn.* Dorsale, *V.Mkn.* ventrale Muskelknospe der *Br.Fl.* Brustflosse. *D.* Darmrohr.

Fig. 4. Schnitt durch das Ende der Brustflosse. Buchstaben wie oben.

Fig. 5. Schnitt durch den Rumpf zwischen Brust- und Beckenflosse.

Fig. 6. - - - Anfang der Beckenflosse.

Fig. 7. - - - die Mitte der Beckenflosse. *D.Mkn.* Dorsale Muskelknospe für die Musculatur der unpaaren Rückenflosse *R.Fl.*

Fig. 8. Schnitt durch das Ende der Beckenflosse. Die Pleuroperitonealhöhle hat schon aufgehört.

Fig. 9. Schnitt durch den After. Die Beckenflosse ist nicht mehr zu sehen, aber die unpaare Rücken- und Afterflosse sind in der Anlage zu erkennen. Für beide sind Muskelknospen vorhanden, *D.Mkn.* und *V.Mkn.*

Digitized by Google

Fig. 10. Schnitt durch den Schwanz hinter dem After. Wie oben.
Fig. 11. Schnitt weit hinten durch den Schwanz.

Tafel 9.

Darstellung der Entstehung der Extremitäten-Musculatur an Embryonen von *Pristiurus* und *Scyllium canicula*.

Urw. Urwirbel. *Mkn.* Muskelknospen. *Pl.p.H.* Pleuroperitonealhöhle. *K.B.* Kiemenbogen. *M.Sch.* Muskelschlauch der Kiemenbogen. *N.* Spinalnerven zur Bildung des Plexus brachialis. *G.* Gefäße der Flosse. *D.* Theile des Darmrohrs.

Fig. 1. Schnitt durch den dorsalen Theil der Brustflosse, oberhalb der ventralen Grenze der Urwirbel, die erst auf dem nächsten Schnitt
Fig. 2. einige Muskelknospen zeigen.
Fig. 3, 4, 5 zeigen die Muskelknospen im Begriff der Ablösung. Die vorderen Urwirbel, welche keine Muskelknospen abwerfen, vielmehr vor der Brustflosse zur Bildung der ventralen Musculatur nach unten sich begeben, sind deutlich erkennbar.
Fig. 6 zeigt Muskelknospen, welche schon außerhalb des Bereichs der Brustflosse liegen.
Fig. 7 zeigt die Brustflosse an ihrer unteren Grenze; ihre gekrümmte Fläche ist so durchschnitten, dass die ursprüngliche Hautfalte quer geschnitten erscheint. Es sind hinter ihr liegende Muskelknospen getroffen, die später abortiren.
Fig. 8 und 9 zeigen Horizontalschnitte durch weiter entwickelte Embryonen, bei denen die Muskelknospen schon alle abgelöst, sich in dorsale (*D.Mkn.*) und ventrale (*V.Mkn.*) Muskelgruppen innerhalb der Flosse geschieden haben. Fig. 8 zeigt den dorsalen, Fig. 9 den ventralen Schnitt. *N.* sind die Nerven, welche den Plexus brachialis bilden. Auf Fig. 8 erkennt man bei *Mkn.* eine Anzahl Muskelknospen, welche der Rumpfstrecke zwischen der Brust- und Beckenflosse angehören, ohne in die Musculatur einer von beiden aufzugehen.
Fig. 10 zeigt den sagittalen Querschnitt durch die Brustflosse eines eben so weit entwickelten *Pristiurus*-Embryo. Bei *Mkn.* sind die Muskelknospen noch distalwärts verbunden, bei *V.Mkn.* und *D.Mkn.* dagegen sind sie schon in dorsale und ventrale geschieden, zwischen sich den Raum für die Bildung der Knorpelstäbe lassend.

Tafel 10.

Bildung der Visceralbogen von *Petromyzon Planeri*.

Fig. 1. Sagittalschnitt einer 4 mm langen Larve. *Med.* Medulla spinalis. *G.gl.ph.* Ganglion nervi Glossopharyngei. *Vag.* Vaguswurzeln. *Ohrbl.* Ohrblase. *Ch.* Chorda. *Urw.* Urwirbel. *I—VIII.* Kiemenspalten. *K.Kn.* Knorpelstäbe des Kiemenkorbes.
Fig. 2. Querschnitt durch eine 5 mm lange Larve. *Kkn.* mehrfach gekrümmter Knorpelstab. *Constr.* Die Constrictor-Muskelbündel. *Add.* Die Adductor-Muskelbündel. *B.M.* Bauchmusculatur in der Anlage. *Ao.* Aorta. *Art.* Der durch die *Thyreoid.* Thyroidea gespaltene Arterienstiel, von dem aus rechts eine Kiemenarterie in die Aorta geht.

Digitized by Google

Die ganze Figur ist aus drei Schnitten combinirt, um den Verlauf des Kiemenknorpels und der Musculatur zu zeigen.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch einen in der Bildung begriffenen Visceralbogen einer 5 mm langen Larve. *Art.* Arterienbogen. *Kn.* Knorpelbogen. *M.add.* Proximale Portion des aus der Kopfhöhle entstandenen Muskelschlauches. *M. constr.* Distale Portion desselben. *Pa.M.* Parietale Schicht des Muskelschlauches. *Vi.M.* Viscerale Schicht desselben. Der Schnitt geht etwas oberhalb der Mitte.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch drei Visceralbogen derselben Larve etwas unterhalb der Mitte. Im vordersten Bogen ist der Knorpel getroffen gerade auf der Stelle, wo er die Musculatur durchsetzt von innen nach außen. Auf den beiden folgenden Bogen liegt er außerhalb.

Tafel 11.

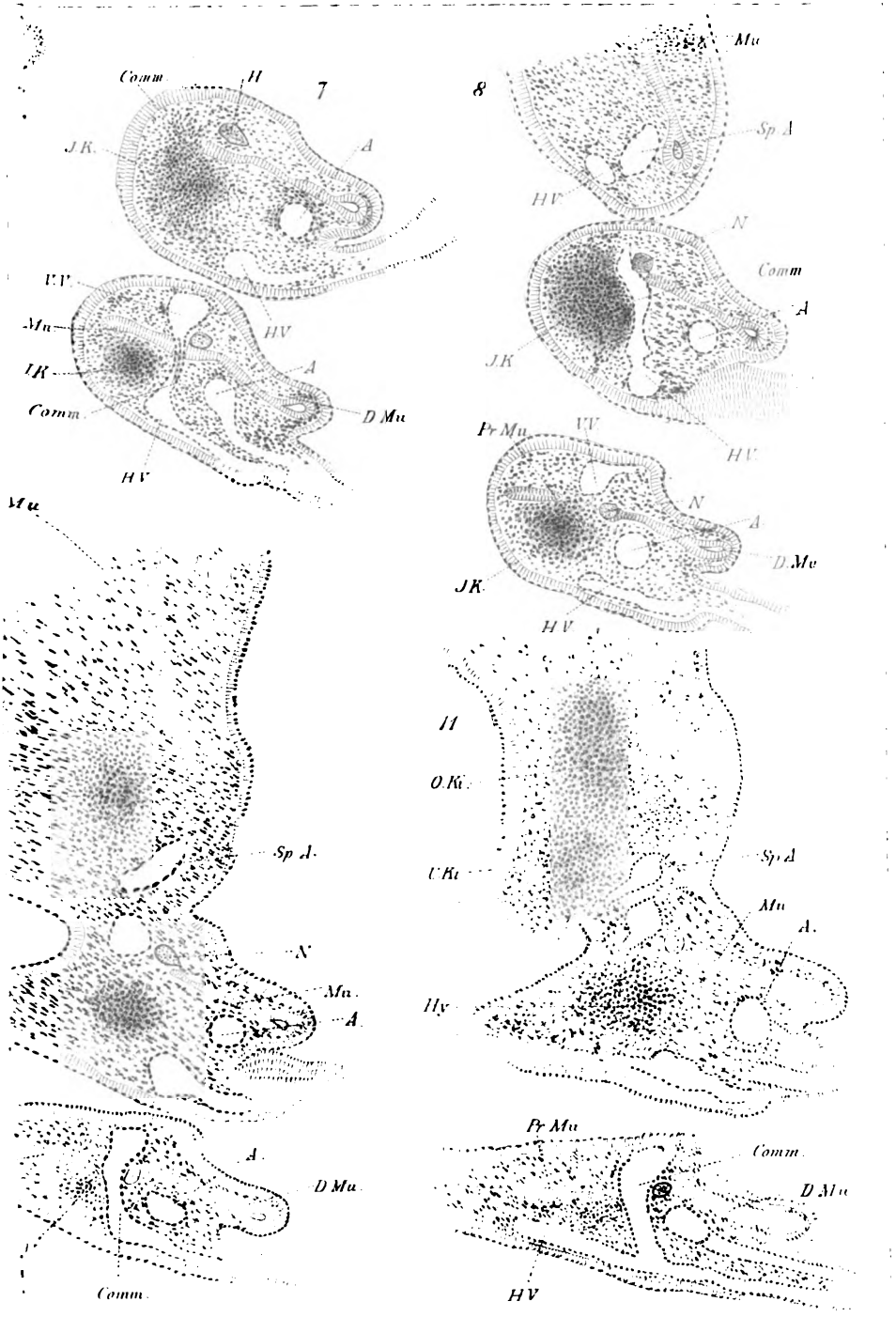
Querschnitte durch einen $2^1/_2$ cm langen Ammocoetes des *Petromyzon Planeri*.

Fig. 1—5 stellen Schnitte durch einen vorderen, Fig. 6—8 durch einen mittleren Visceralbogen dar. Die punktirten Muskelbündel der Kiemenmusculatur stellen viscerale, die anderen parietale Bündel oder Schläuche dar.

Med. Medulla spinalis. *Ch.* Chorda. *K.H.* Kiemen- oder Darmhöhle. *K.Sp.* Kiemenspaltengänge. *Art.* Arterienbogen. *Ven.* Venen. *ViM.* Viscerale, *Pa.M.* parietale Kiemenmusculatur. *Add.* Proximale, dem Adductor entsprechende Portion. *Constr.* Distale, dem Constrictor gleichzusetzende Portion. *Urw.* Aus den Urwirbeln hervorgegangene Muskeln. *V.Mu.* Die ventrale Musculatur. *Thyreoid.* Die Schilddrüse. *Ch.* Chorda. *K.Kn.* Stücke des immer continuirlichen, aber durch seine Biegungen in viele Schnitte gelangenden Kiemenknorpels. *Schl.K.* sog. Schleimknorpel.

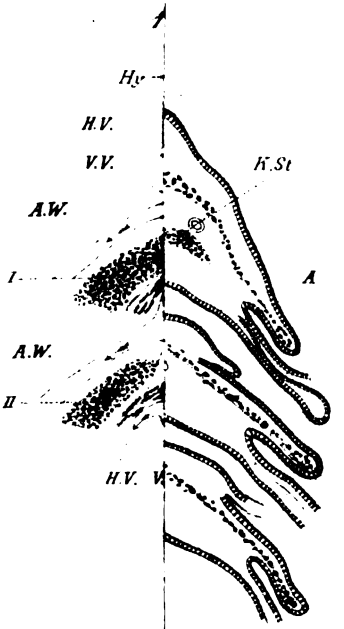
Digitized by Google

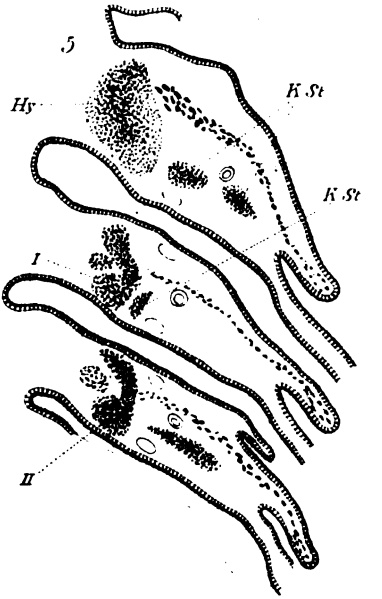
Digitized by Google

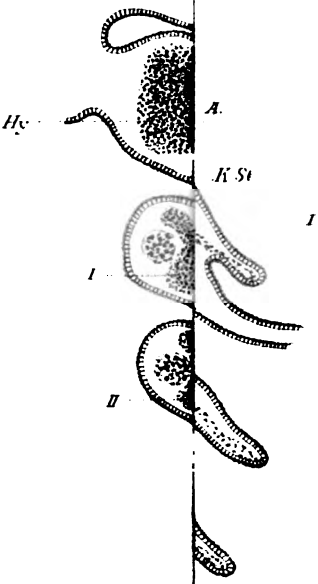


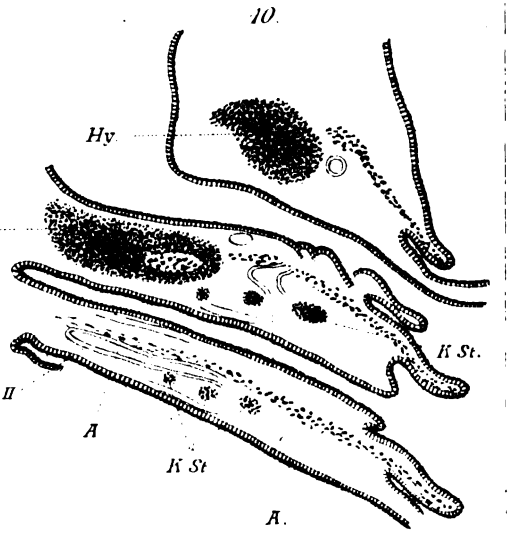
Digitized by Google

Digitized by Google



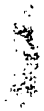




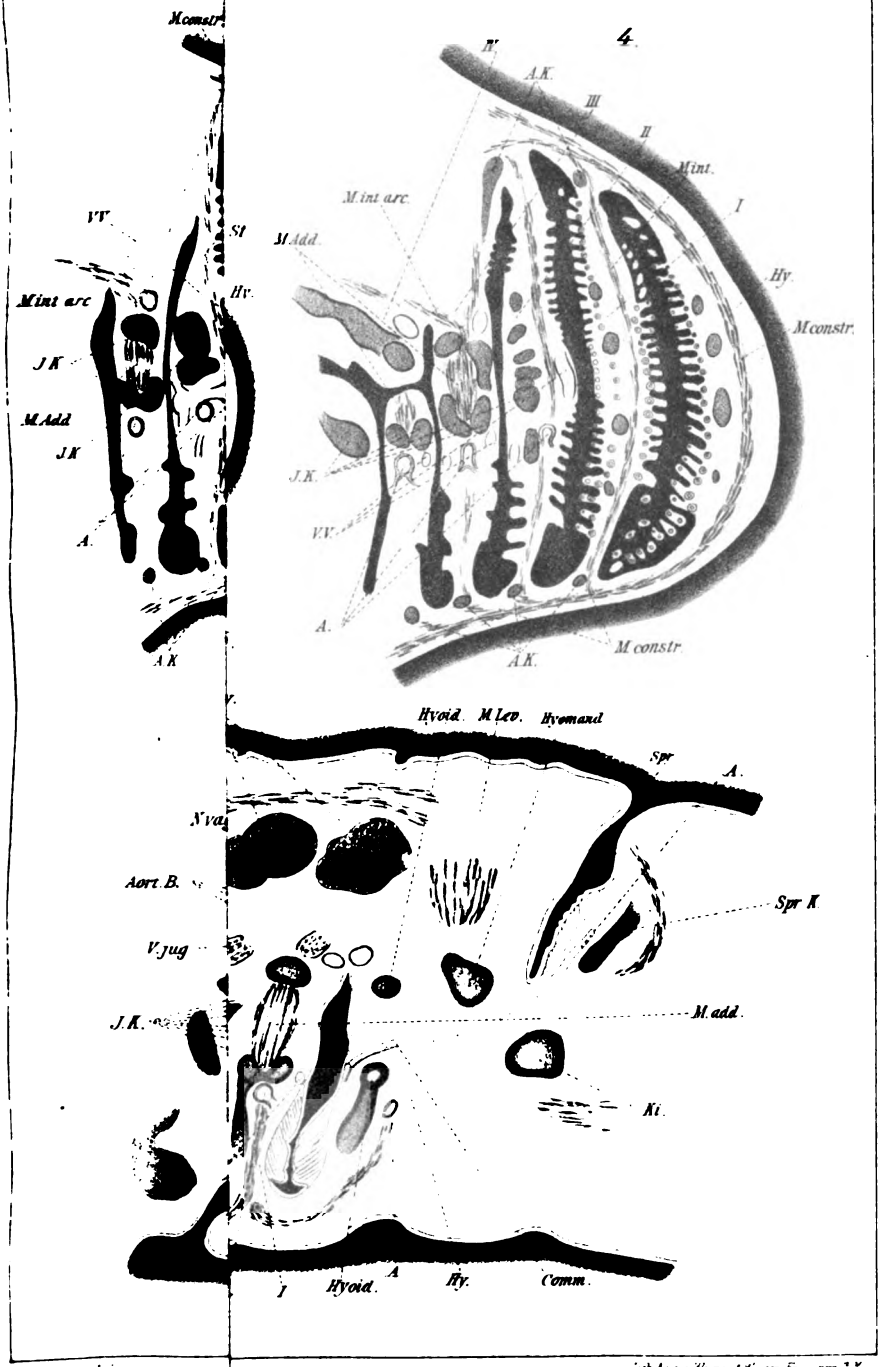


Dohrn del.

Digitized by Google



Digitized by Google

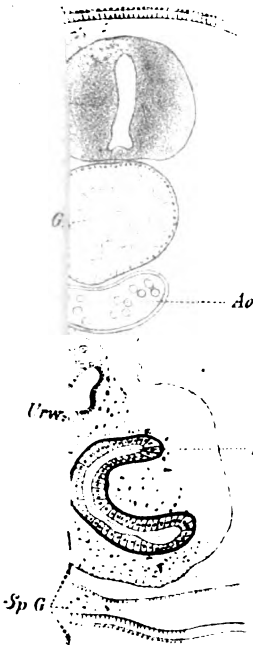


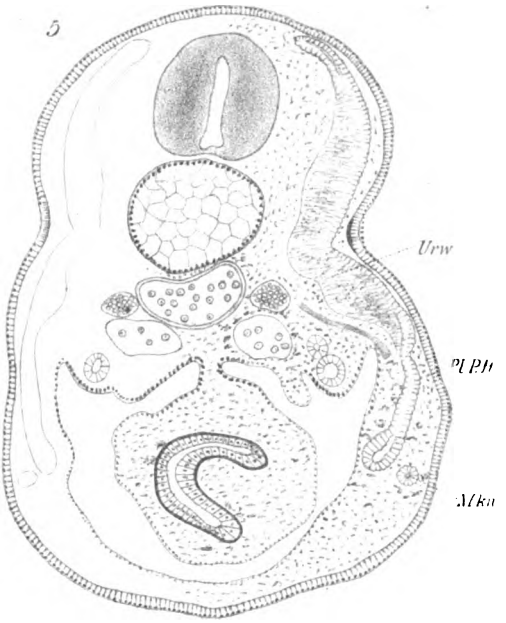
Dohrn del.

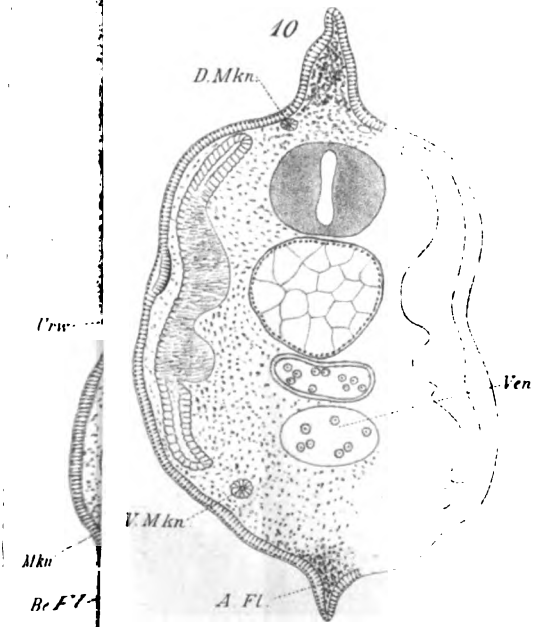
Lith Anst v Werner & Winter, Frankfurt a/M.

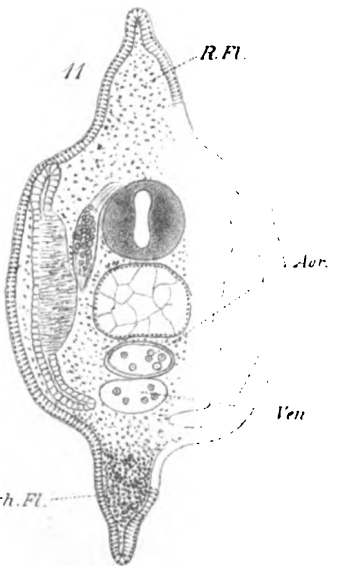
Digitized by Google

Digitized by Google



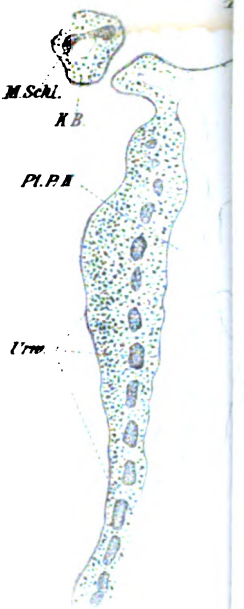




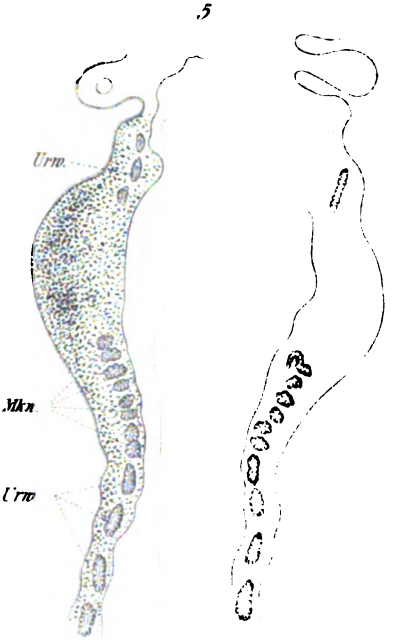


Digitized by Google

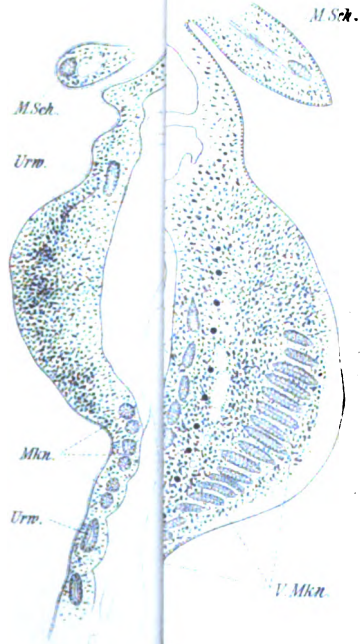
Digitized by Google



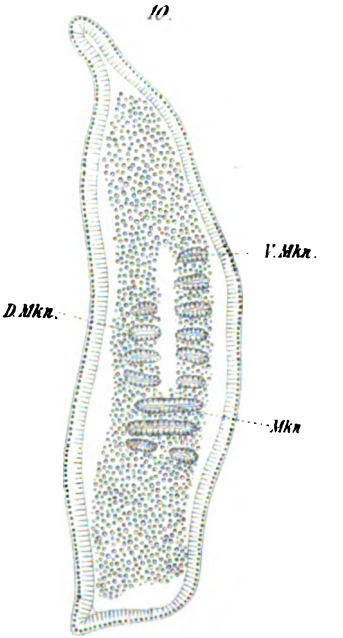
5.



9.



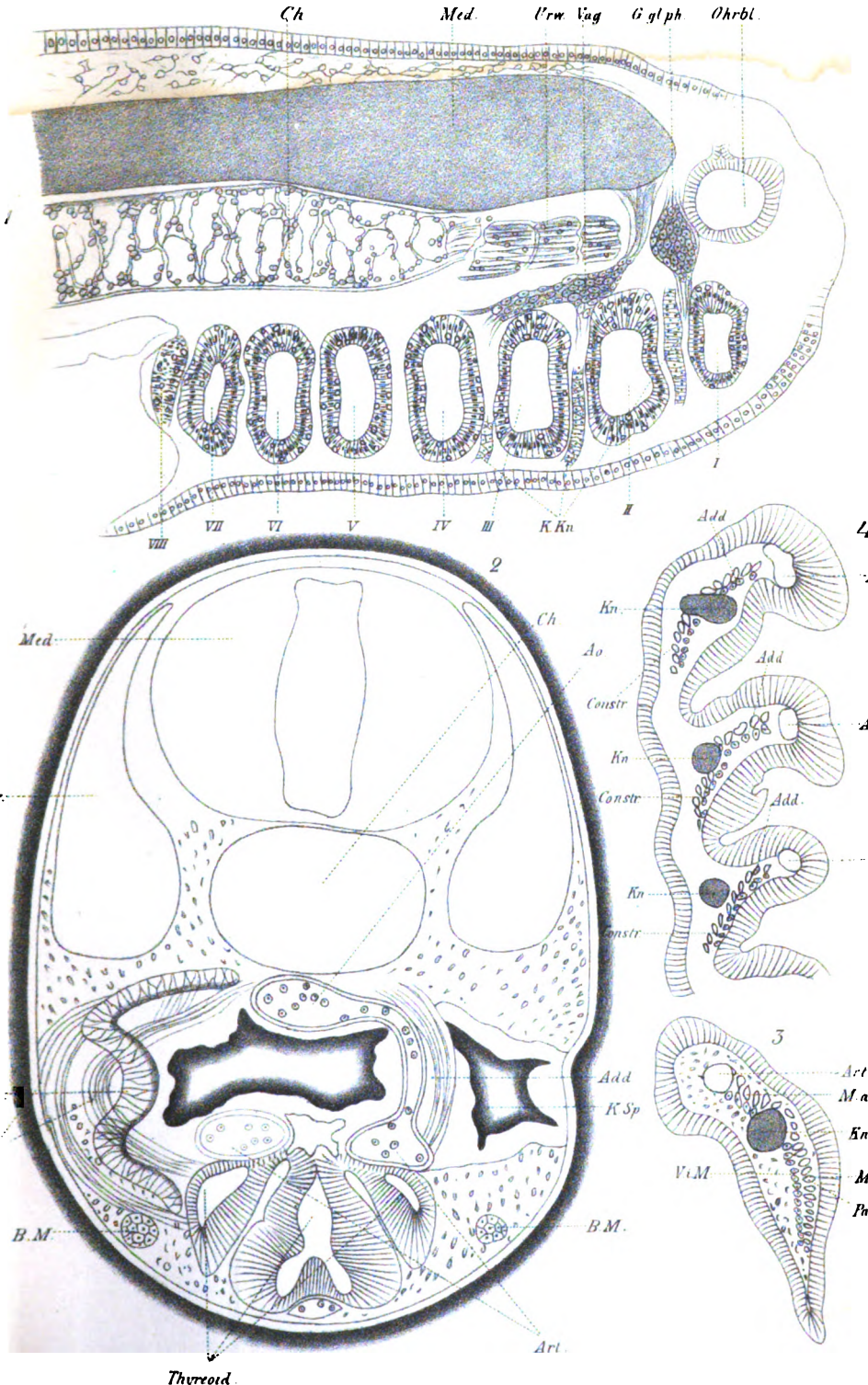
10.



Dohrn del.

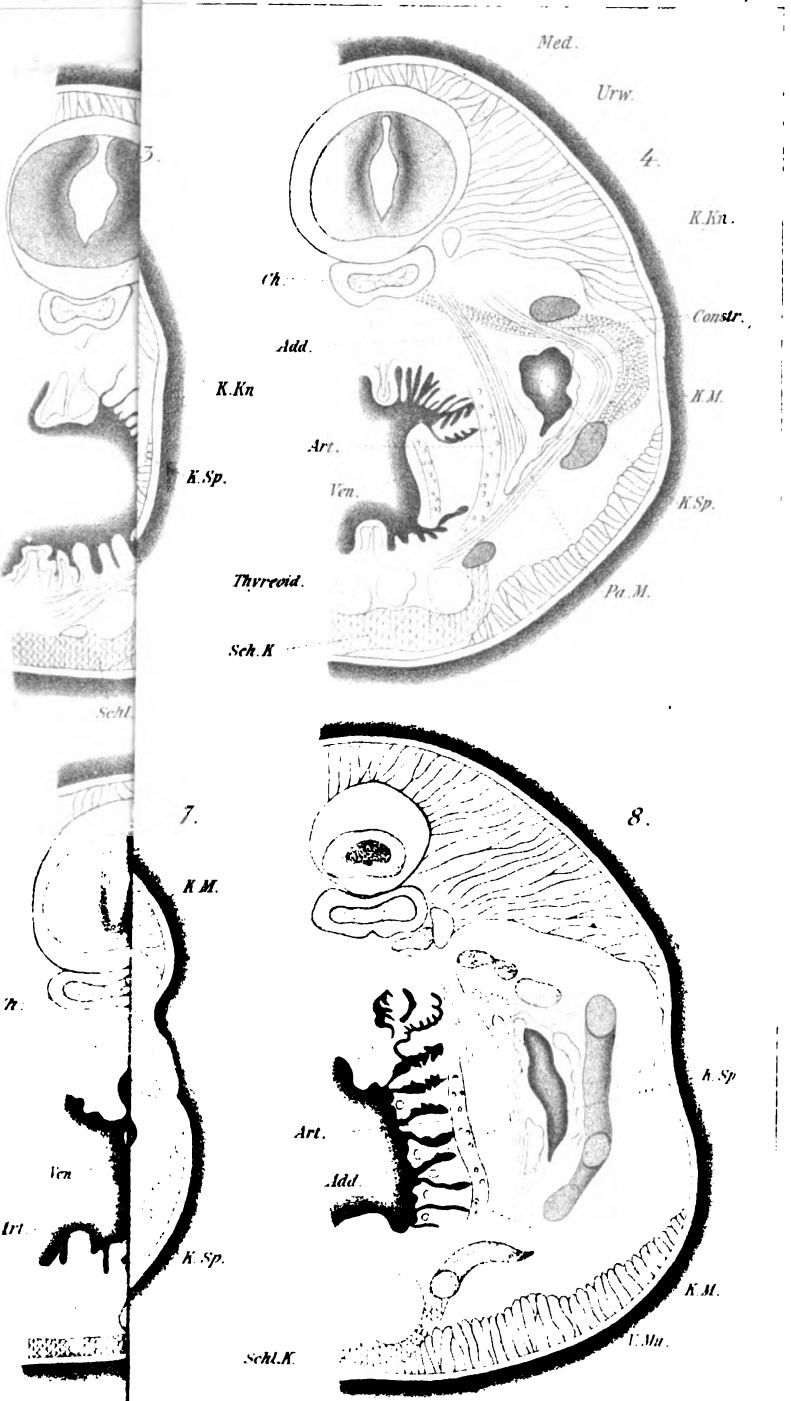
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Dohrn del.

Digitized by Google

Digitized by Google

Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung[1].

Von

Dr. Ladislaus Örley

in Budapest.

Mit Tafel 12 u. 13.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station zu Neapel entstanden, wohin ich durch die Güte Seiner Excellenz des ungarischen Unterrichtsministers, Herrn Dr. AUGUST VON TREFORT, im Jahre 1882 zu meiner weiteren Ausbildung gesandt wurde. Ich nehme mir die Freiheit, Seiner Excellenz auch öffentlich für die Güte und Bereitwilligkeit meinen innigsten Dank auszudrücken, mit welcher er einen Arbeitsplatz an der genannten Station miethete, um mir und meinen Fachgenossen den Weg für weitere wissenschaftliche Forschungen auf dem Gebiete der Biologie zu eröffnen. Auch Herrn Prof. A. DOHRN, dem Director der Station, bin ich viel Dank schuldig sowohl für die mir zu Theil gewordenen Rathschläge als auch für die Güte, mit welcher er mir dieses Thema zum Ausarbeiten anempfahl.

Die Arbeit sollte anfänglich die ganze Ordnung der Polychaeten umfassen, doch hatte ich diesmal so viel mit der Erwerbung allgemeiner Kenntnisse zu thun, dass ich mich mit der speciellen Untersuchung einer kleinen Gruppe begnügen musste.

Vor Allem waren es die Serpulaceen, die durch ihre zierlichen

---

[1] Für die Familie der Serpulaceen wird neuerdings von LEVINSEN (Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata etc. — Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjöbenhavn 1882 og 1883) der Name *Sabelliformia* vorgeschlagen. Dieselbe enthält die Gattungen *Sabella* und *Serpula*, welche sich auch im Bau der Kiemenfühler scharf von einander unterscheiden.

Digitized by Google

Kiemenfühler[1] mich zur Untersuchung anlockten. In der That zeigen uns diese Formen Gewebe von so hoher Stufe der Entwicklung und Differenzirung, dass dieselben sich würdig den Bildungen niederer Wirbelthiere anreihen. Doch muss ich gestehen, dass eine gewisse Ungleichheit in der Behandlung der einzelnen Themata sich nicht vermeiden ließ, und so habe ich besonders die physiologischen Vorgänge bei der Athmung sehr wenig berücksichtigt.

Die Kiemen wurden nicht nur im frischen Zustande untersucht und mit verschiedenen Reagentien behandelt, sondern auch in Hunderte von Serienschnitte zerlegt, welche den Gegenstand von jeder Seite beleuchtet haben. Sehr zweckmäßig fand ich es, den abgeschnittenen Kopftheil eine halbe Stunde in concentrirte Sublimatlösung zu legen und nach successiver Erhärtung theils mit Boraxcarmin, theils mit Pikrocarmin zu färben. Das letztere leistet vorzügliche Dienste beim Studium des sehr verbreiteten Bindegewebes, welches so intensiv gefärbt wird, dass es von allen anderen Geweben bis in die Detailverzweigungen gut zu unterscheiden ist. Das Tödten in Sublimat hat nicht nur den bekannten Vorzug, dass sich die Gewebe vorzüglich erhalten, sondern auch den Vortheil, dass die Fühlerfäden sich ganz ausstrecken und keine Schrumpfungen erleiden. Überhaupt ist Sublimat eine vorzügliche Conservirungsflüssigkeit für die Serpulaceen, weil sich die Thiere in ihrer natürlichen Lage, mit ausgebreiteten Kiemenfühlern erhalten.

Beim Verfertigen der Schnittserien kann ich nicht genug die Giesbrecht'sche Methode[2] zur Anklebung der Schnitte empfehlen, da dieselben aus Hunderten von Theilchen bestehen, welche sonst leicht durch einander gerathen und das Bild verwirren würden.

Der äußere Bau der Kiemenfühler wird in den meisten systematischen Arbeiten ausführlich geschildert und zur Unterscheidung der Gattungen und Arten mit gutem Erfolge benutzt. Eine weitläufige Beschreibung dieser äußeren Verschiedenheiten habe ich mir desshalb erspart und mich mit einer allgemeinen Schilderung derselben begnügt. Über den feineren Bau ist jedoch weniger bekannt und von älteren For-

---

[1] Die am Kopfe angebrachten paarigen büschelförmigen Anhänge werden von Semper Kiemenkorb genannt. Da aber dieselben, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, zu dem Kiemenkorb der Fische gar keine Homologie zeigen, im Gegentheil an complicirte Fühler erinnern, die wie alle Hautanhänge in gewisser Beziehung zur Athmung stehen, so ziehe ich vor diese Gebilde als Kiemenfühler zu bezeichnen.

[2] Zoologischer Anzeiger. IV. Jahrg. 1881. Nr. 92.

Digitized by Google

schern nur das Knorpelgerüst der Sabellen so kurz besprochen worden, dass eine genauere Analyse ihrer Ergebnisse nicht nöthig erscheint.

Die erste eingehendere Arbeit hat KÖLLIKER[1] geliefert; sie ist jedoch nicht frei von Irrthümern. Er verkannte die Bindegewebssubstanz, welche das Knorpelgerüst umgiebt, und hielt sie für Längsmuskeln, trotzdem ihr schon QUATREFAGES[2] die Funktion eines Periostes zugeschrieben hatte (membrane remplissant les fonctions de périoste). Auch hielt KÖLLIKER vermuthlich das Blutgefäß für den Nervenstrang und deutete einen Blutsinus an, welcher gar nicht vorhanden ist. Auch QUATREFAGES giebt in seinem Werke nur eine sehr kurze Schilderung einer *Sabella*-Kieme. Ganz verfehlt sind aber die Ansichten von WILLIAMS[3], dem zufolge sich auch die perienterische Flüssigkeit in die Kiemenfühler fortsetzt und arterielle und venöse Gefäße vorhanden sind. CLAPARÈDE[4] sucht dann durch gründliche Untersuchungen theils unsere Kenntnisse über den feineren Bau der *Sabella*-Kieme zu vermehren, theils die vorhandenen Irrthümer zu corrigiren.

SEMPER[5] war der Erste, der nach einer kurzen Schilderung eines Kiemenfühlers nach Verwandtschaftsbeziehungen zu den Wirbelthieren suchte. Bis in die neuere Zeit wusste man aber von dem Bau des Kiemenfühlers der Serpulen fast gar nichts, und nur die von LÖWE[6] verfasste Arbeit gestattet uns einen Einblick darin. Auch LÖWE ist bestrebt die SEMPER'schen Anschauungen zu unterstützen, aber ohne positiven Erfolg.

Über die physiologische Bedeutung dieser Gebilde haben viele ältere Forscher Publikationen veröffentlicht, welche aus MILNE-EDWARDS[7] physiologischen Vorträgen zu ersehen sind. Neuerdings war besonders KRUKENBERG[8] bemüht, Einiges über den Athmungsprocess der Würmer festzustellen, und MEREJKOVSKY[9] suchte das rothe Pigment

---

[1] Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza im Herbst 1856. p. 113.

[2] Histoire naturelle des Annelés. Paris 1865. p. 67.

[3] Report of the Meeting of the British Association. London 1852. p. 192.

[4] Recherches sur la Structure des Annélides sédentaires. Genève 1873. p. 110.

[5] Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg Bd. III. p. 117.

[6] Studien in der Anatomie der Athmungsorgane. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXII. p. 158.

[7] Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. Paris 1857. II. p. 98.

[8] Vergleichend-physiologische Vorträge. Heidelberg 1880. III. Abth. p. 66.

[9] Sur la tetronérythrine. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 93. 1881. p. 1029 und: Zoonérythrine, etc. Bulletin de la Société zoologique de France. Vol. VIII. 1883. p. 81.

Digitized by Google

im Kiemenfühler und Körper in nähere Beziehung zur Hautathmung zu bringen. Es freut mich auch in den Berichten der British Association for the Advancement of Science 1881 lesen zu können, dass Mr. HARKER seine diesbezüglichen Ergebnisse bald zu publiciren verspricht.

I. Anatomie und Histologie der Kiemenfühler der Serpulen. Denkt man sich die zwei Seitentheile des Kopflappens einer *Serpula* zipfelförmig ausgezogen, den oberen Theil durch Einschnitte bis zu einer gewissen Tiefe in selbständige, jedoch an der Basis mit einander verbundene Fäden getheilt, welche seitlich gegen die Mundöffnung zu zwei Reihen kleine wimpernde Fiederchen tragen, so bekommt man das Bild der Kiemenfühler. Dieselben haben einen basalen Theil, in dem sich alle Kiemenfühlerfäden vereinigen und der gewöhnlich Kiemenlappen genannt wird, ferner mehrere an Zahl wechselnde Fäden, und diese wieder tragen zwei Reihen Fiederchen. Der Lappen ist ein directer seitlicher breiter Fortsatz des Kopflappens und spiralig oder kreisförmig umgebogen. Auf die Außen- und Seitentheile des Lappens der Fäden und Fiederchen setzt sich das Körperepithel fort, auf die innere, gegen die Körperachse zu stehende Fläche hingegen eine Art Sinnesepithel (Fig. 3, 5). Die Längs- und Quermuskeln des Körpers, das am Kopfe mannigfaltige Bindegewebe, die vom oberen Schlundganglion entspringenden Nerven und die zwei Körpervenen treten in den Lappen ein, in welchem dann Nerven und Gefäße sich den Fäden entsprechend verzweigen, die eingeschobenen Muskeln sich paarig anordnen und das von hier ab stark entwickelte Bindegewebe alle Lückenräume ausfüllt (Fig. 3, 6). Durch eine am Kopflappen sich befindende, hufeisenförmige Einbuchtung werden die Kiemenfühlerlappen vom Kopfe theilweise abgelöst und stehen nur noch durch zwei halsförmige Theile mit ihm in Verbindung. Durch diesen Hals gehen alle die genannten Gewebe in den Lappen über (Fig. 4, 5). Er löst sich bei einigen Arten sehr leicht vom Körper, während bei anderen sein Zusammenhang viel fester ist. Die bisherige Auffassung, dass der Kiemenfühlerlappen zur Anheftung der Köperlängsmusculatur dienen soll, wurde mit Unrecht betont, denn dieselben gehen, ohne sich an jene zu inseriren, einfach in den Lappen weiter, um die paarigen Muskeln der Fäden zu bilden. Die Halstheile der Lappen hängen auf der Dorsalseite durch das sogenannte Verbindungsstück mit einander zusammen (Fig. 3 *v.s*). Auf der Innenseite der Halstheile befindet sich das zweite Paar Fühler,

Digitized by Google

welche kurze, zuweilen sich halbkreisförmig auf den Lappen schmiegende Fortsätze darstellen (Fig. 5 *o*).

Die Kiemenfühler der Serpulaceen werden also von zwei gebogenen Blättern getragen, welche an den Seitentheilen des Kopfes eingesenkt, durch ein Verbindungsstück in Zusammenhang treten. Der keilförmige untere Theil des Lappens — der sogenannte Hals — geht allmählich in den Kopf über, während der obere verbreiterte Theil sich nach außen rampenförmig erhebt und Kiemenfühlerfäden entsendet. Der längste Faden ist immer derjenige, welcher der Mittellinie des Rückens am nächsten steht. Es giebt also einen rechten und linken längsten Faden, welche den beiden Lappen entsprechen. An der Stelle dieses längsten Fadens finden wir bei den Serpulen mit Ausnahme zweier Gattungen — *Protula* und *Psygmobranchus* — einen gestielten Deckel, der meistens nur auf der einen, zuweilen aber auf beiden Seiten vorhanden ist. SAVIGNY nennt ihn »la division imberbe« und bezeichnet ihn als den ersten der ganzen Reihe.

Die Kiemenfühlerfäden, welche nach den Arten an Zahl wechseln, entspringen successive von dem Lappen und verdünnen sich ohne Ausnahme gegen die Spitze hin. Sie sind kreisförmig um den Mund angeordnet und bilden im ausgestreckten Zustande immer einen Trichter. An der Basis, wo sie sich in dem Lappen vereinigen, kann man zwischen ihnen sackförmige Vertiefungen erkennen, welche von SEMPER (l. c.) als Kiemenspalten gedeutet wurden (Fig. 2, 3 und 6). Auf der Innenseite des Lappens sieht man gegen die Mundhöhle zu sich vereinigende, seichte Furchen oder Falten, welche in die Flimmerrinne des Fadens übergehen, ohne mit den sogenannten SEMPER'schen Kiemenspalten in Zusammenhang zu treten (Fig. 3, 6).

Nachdem wir so im Allgemeinen den Bau der Kiemenfühler erkannt haben, gehen wir zur Erklärung der Bildungs- und Lagerungsverhältnisse über.

Betrachten wir zuerst Querschnitte von *Serpula contortoplicata*, welche von der Mitte des oberen Schlundganglions an nach vorn zu verfertigt wurden.

Der Querschnitt Figur 1 hat die Gestalt eines Sechseckes, an dem die Ecken abgerundet und die Seiten eingebogen sind. Wir können eine dorsale und eine ventrale Hälfte, so wie eine dorsale, zwei dorsolaterale, eine ventrale und zwei ventrolaterale Flächen unterscheiden. Eine gleichmäßig dicke Cuticula und eine ungleich hohe Hypodermis bilden die Kopfwandung. Die Ringmuskelschicht des Körpers hat sich in beinahe selbständige Muskeln umgebildet. Auch diagonale Mus-

Digitized by Google

kelbündel sind vorhanden. Die Längsmuskeln sind in die vier hervorragenden Ecken zurückgedrängt. Ungefähr in der Mitte des Querschnittes, etwas zur Dorsalseite hin, befindet sich das gut entwickelte obere Schlundganglion mit dem bekannten Kranz von Ganglienzellen, darunter, nahe der Bauchfläche, die Mundhöhle. Der ganze innere Raum wird von einem lockeren Bindegewebe erfüllt, welches an der Dorsalseite ein mehr knorpeliges Aussehen gewinnt. Zwischen dieser knorpeligen Platte und dem oberen Schlundganglion liegt der Ausführungsgang der tubiparen Drüsen; zwischen dem Ganglion und der Mundhöhle sieht man die Durchschnitte von der sich nach hinten fingerförmig vertiefenden Einbuchtung, welche, wie schon erwähnt, den Kiemenlappen vom Kopfe trennt.

Der Querschnitt Figur 2, welcher mehr nach vorn zu verfertigt wurde, zeigt wie durch diese Einbuchtung (*k.ei*) die Mundhöhle mit den ventralen Längs- und Ringmuskeln von der Dorsalseite einerseits und durch zwei von dieser Fläche ausgehende dorsoventrale Einbuchtungen andererseits von den Seitentheilen allmählich abgeschnürt wird. Durch dieselben wird sich der sich nach oben allmählich zuspitzende Kragentheil mit dem Ausführungsgange der tubiparen Drüsen abschnüren und werden die zwei seitlichen Kiemenlappen sich vom Kopfe trennen. Das noch übriggebliebene Verbindungsstück wird nun durch je eine seitliche Einschnürung (Fig. 3 *ei*) von den beiden Lappen getrennt. Das Mundepithel geht nach der Dorsal- und Ventralseite zu allmählich ohne Grenzen in das Körperepithel über, während es sich nach den beiden Seiten zu auf die innerste Wand des Lappens fortzusetzen scheint. Es entstehen hierdurch die zwei seitlichen länglichen Mundfalten, welche Semper als gegen den Schlund zustrebende Canäle bezeichnet hat.

Aus den geschilderten Thatsachen ist aber auch zu ersehen, dass zur Bildung des Kiemenfühlers nur die dorsalen und ventralen Seitentheile beitragen, während die dorsale und ventrale Fläche daran nicht Theil nehmen; mit anderen Worten, die Kiemen liegen weder dorsal noch ventral, sondern an den Seitentheilen des Körpers. Zur Bildung der Kiemenfühlermuskeln werden aber nur die dorsalen Längsmuskeln des Körpers verwendet, welche, nachdem sie sich im Lappen verbreitet haben, die Bildung der paarigen Fadenmuskeln bezwecken.

Das obere Schlundganglion sendet auch zwei Nervenstämme schräg nach vorn (Fig. 2 *n*), welche gleich den Muskeln und Kiemenvenen den Fäden entsprechend sich verästeln.

Die Bildung der Kiemenfäden vom Lappen aus geschieht durch

Digitized by Google

successive Einstülpungen des Epithels. Durch dieselben scheinen die in den Lappen vorhandenen Gewebe in Abtheilungen zerlegt zu werden (Fig. 3, 6) und die einzelnen Fäden sich durch weiteres Wachsthum zu differenziren. Das Epithel auf der Innenseite des Lappens setzt sich auf eine schmale Fläche des Fadens fort (Fig. 6 *me*). Eben so wie sich die Fäden vom Lappen aus zu bilden scheinen, entstehen auch wahrscheinlich die Fiederchen an den Seitentheilen der Fäden. Fäden und Fiederchen haben an der inneren Fläche in ihrer ganzen Länge eine Vertiefung, welche schon seit lange als Flimmerrinne bezeichnet worden ist.

Lappen, Fäden und Fiederchen haben alle dieselben Gewebe, nur finden wir sie in den Letzteren schon gruppirt. Der Faden wird von einer an Dicke schwankenden Cuticula umgeben, darunter liegt die leicht nachweisbare Hypodermis, deren bald mehr cylindrische bald mehr plattgedrückte Zellen in einfacher Schicht angeordnet sind und durch ihre Pigmentkörner die Farbe der Fäden bedingen. Im Inneren finden wir ein Bindegewebscentrum, welches von einer eigenen Membran umgeben die Muskeln, Nerven und Gefäße in sich enthält (Fig. 7, 8, 9, 10). Den eben geschilderten Bau haben auch die Kiemenfiederchen, nur sind ihre Muskeln sehr schwach entwickelt und auf Querschnitten kaum nachzuweisen. Betrachten wir nun genauer die Bildung der Kiemenfäden und den feineren Bau des ganzen Kiemenfühlers. Zu dem ersteren Zwecke hatte ich die Kiemenfühler von *Protula intestinum* sorgfältig ausgerissen und nach den bekannten Methoden in Schnittserien zerlegt.

Der Querschnitt durch den hintersten Theil des Lappens zeigt den Einschnitt des Nerven und des Gefäßes, und das reichlich entwickelte Bindegewebe, das mit Muskelfasern durchwebt ist (Fig. 4). Die Seite *cf* auf Figur 5 entspricht der Außen-, die Seite *ao* der Innenfläche. Bei *f* finden wir einen Theil der dorsalen Längs- und Ringmuskeln, welche ohne sich zu zerfasern den Lappen begleiten, während der andere Theil bei *c* schon im Begriffe steht, sich zu zerfasern und noch weiter nach vorn durch eine besondere Gruppirung die paarigen Muskeln der Fäden bilden wird (Fig. 7 *m*). Je mehr nach vorn wir die Schnitte führen, desto mehr finden wir die geschilderten Verzweigungen vorhanden und die durch die paarige Anordnung der Muskeln hervorgerufenen Falten des inneren Epithels entwickelt (Fig. 3, 6). In Fig. 5 sieht man, wie sich der Nerv theilt und in Fig. 6, dass die Flimmerrinne (*m.e*) mit der sogenannten Kiemenspalte (*k.s*) nie in Verbindung tritt.

Digitized by Google

Die Zahl der Falten am Lappen entspricht immer der Zahl der Fäden. Mit den Faltenbildungen und der Anordnung der Gewebe in Gemeinschaft finden wir jene Einstülpungen am Lappen, welche als Scheidewände die schon angeordneten Gewebe in Partien theilen und so die Bildung der Fäden erleichtern (Fig. 2, 3). So bilden sich die Fäden hinter einander, und je höher man Schnitte durch den rampenförmig sich erhebenden Lappen verfertigt, desto mehr Fäden trifft man an. Die Einstülpungen an dem Kiemenlappen sind ziemlich tief, wie aus den Querschnitten zu ersehen ist.

Die Kiemenfäden, welche nach den Arten an Zahl von 4—50 wechseln, entspringen successive von dem Lappen und verdünnen sich ohne Ausnahme gegen die Spitze. Schon mit der Lupe lassen sich vier Flächen unterscheiden: eine äußere convexe, eine innere concave und zwei seitliche plattgedrückte. An den Rändern der inneren Fläche befinden sich die kleinen Fiederchen, welche als knospenförmige Auswüchse unweit von der Basis des Fadens beginnen, nach der Mitte zu an Länge zunehmen und gegen die Spitze sich wieder verkürzen, ohne sie zu erreichen. Die Spitze ist gewöhnlich abgerundet und mit protoplasmatischen Fortsätzen, mit den sogenannten Tasthaaren versehen. An den Fiederchen, welche rechtwinkelig an den Faden angeheftet sind, lassen sich dieselben Flächen unterscheiden. An den gegenüberstehenden inneren Flächen derselben lässt sich auch eine Rinne wahrnehmen, deren Ränder wulstig hervorstehen und von LÖWE als secundäre Fiederchen bezeichnet wurden (Fig. 11).

Ein Querschnitt durch den Kiemenfühlerfaden einer *Serpula* zeigt, dass die Cuticula an der Basis der Außenseite am dicksten ist und sowohl nach der Innenseite zu, als auch an den zwei seitlichen Stellen, wo die später zu besprechende seitliche Zellsäule verläuft (Fig. 10), sich allmählich verdünnt. Diese Partie ist auch wegen der großen Porencanäle, welche dort vorhanden sind, erwähnenswerth, da dieselben den Augen aller Forscher entgangen sind (Fig. 17). Schon bei schwacher Vergrößerung kann man dieselben als nach unten sich verengende Ausführungsgänge wahrnehmen. Bei tiefer Einstellung erscheint die glänzende Öffnung und der ovale Hof recht deutlich (Fig. 16). Es ist seltsam, dass LÖWE von ihnen nichts wahrnahm; wahrscheinlich liegt es daran, dass er nur Schnittserien studirte, ohne durch Maceration dem wahren Sachverhalt nachzugehen.

Die Cuticula ist geschichtet und, wie bei Lumbricinen nachgewiesen, aus einem System sich kreuzender Fasern gebildet. An der Innenfläche ist sie so dünn, dass sie eher den Eindruck eines etwas stärker

Digitized by Google

ausgeprägten Zellsaumes als einer Schicht macht. Diese Verhältnisse stimmen auch mit dem Verhalten der Kiemenfühler überein. Werden dieselben nämlich in die oft sehr enge Röhre zurückgezogen, so sind hauptsächlich die Basaltheile den Reibungen ausgesetzt, sind sie hingegen ausgestreckt, so nehmen besonders die Seitentheile und die Endspitzen die Empfindungen auf, während die Innenseite den Gasaustausch zu fördern berufen ist. Beim Zurückziehen der Fühler krümmen sich die Fäden im oberen Drittel hakenförmig um, und so ist dieser Theil von den Reibungen verschont. Dem entsprechend ist auch die Cuticula unten am dicksten und verdünnt sich gegen das Ende, besonders um den Terminalfaden, der die Tastfunction hauptsächlich vollführt. Der Fühlerfaden wird von einer überall einschichtigen Epithellage überzogen, deren Zellen aber von sehr variirender Beschaffenheit sind. Im Allgemeinen lassen sich zwei Arten unterscheiden, die nicht nur durch ihre Lage, sondern auch Gestalt und Beschaffenheit als Ecto- und Endoepithelien charakterisirt werden. Letztere sind mit Flimmer- oder Tasthaaren versehen und färben sich im Gegensatz zu den ersteren in Carminlösungen sehr intensiv. Am besten lässt sich diese Sonderung am Kiemenlappen durchführen, während an den Fäden und Fiederchen beide continuirlich in einander übergehen. Obschon die Hypodermis an verschiedenen Stellen einen verschiedenen Anblick gewährt, so kann ihre Structur doch auf einen einheitlichen Typus zurückgeführt werden. Ihre Zellen erscheinen mit scharfen Grenzen gesondert, ohne Intercellularsubstanz.

Um aber zu einem Verständnisse ihrer Structur zu gelangen, bedarf es eines eingehenden Studiums von Schnitten und Macerationspräparaten. Leider hatte Löwe, welcher diese Schicht der Fühler zuerst genauer studirte, keine Gelegenheit, auch macerirte Objecte durchzusuchen, und so müssen seine diesbezüglichen Beobachtungen ergänzt werden. Zur Maceration habe ich die Hertwig'sche Osmiumsäure-Methode mit zweckentsprechender Modification angewandt.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich die bekannten Formen der Hypodermis der Würmer aufführen oder kritisch durchgehen; darum begnüge ich mich mit der einfachen Schilderung der hier vorkommenden.

Im Allgemeinen müssen wir drei Zellarten unterscheiden, nämlich die Hypodermiszellen des Basaltheiles, der Seitentheile und der Innenseite (Fig. 7—10). Die Zellen der beiden letztgenannten gehen ohne scharfe Grenzen in einander, während die ersteren entweder durch die seitliche Zellsäule oder durch zwei Bindegewebsstränge begrenzt werden.

Digitized by Google

Die neuen und schönen Untersuchungen von Eisig[1] haben uns darüber belehrt, dass bei vielen Würmern, besonders an Stellen, wo Drüsenzellen den Hauptbestandtheil der Hypodermis bilden, dem forschenden Auge oft entgehende zellige Gebilde (sogenannte Fadenzellen) vorkommen, welche die mannigfaltigste Anordnung und Gestaltsverhältnisse darbieten. Ich war aber nicht wenig verwundert, als ich hier umsonst nach denselben suchte, während ich bei den Sabellen und im Deckel der Serpulen ähnliche Gebilde auffinden konnte.

Der epitheliale Überzug des Basaltheiles besteht aus sehr langen, sich allmählich verdünnenden Zellen, welche gegen das Bindegewebe zu sich besenartig ausfasern (Fig. 13). Ihr Protoplasma ist blass, mit glänzenden kleinen Fettmolecülen, ihr Kern nahe der Cuticula gelegen, ziemlich viereckig und wandständig. Nach den Arten findet man mehr oder weniger Pigmentkörner in ihnen angehäuft, besonders viele bei *Protula*, wo sie einen weißen Streifen auf der Basis der Fäden hervorrufen (Fig. 8). Der Hals der Zellen ist sehr verdickt und ihr Inhalt sehr oft in Secretkügelchen umgewandelt. Hier und da habe ich auch eine Spur von Riffzellenbildung beobachtet, indem die Zellen an ihren Längskanten mit den Nachbarzellen durch wellenförmige Zähnelungen in Verbindung zu stehen schienen. Der Basaltheil wird aus wenigen (durchschnittlich 15), jedoch sehr hohen Zellen gebildet, welche sich alle gegen die Längsachse des Fadens neigen. Die längsten findet man in der Mitte, die kürzesten an der Grenze (Fig. 7, 8). Nach unten sind sie sehr oft gegen einander gebogen und in den so verursachten Zwischenräumen liegen langhalsige birnförmige Zellen von einer ganz anderen Beschaffenheit (Fig. 15). Ihr Inhalt ist gleichmäßig feinkörnig und färbt sich im Vergleich zu den Nachbarzellen intensiv roth; der Kern ist groß, rund und mit einem deutlichen Kernkörperchen versehen. Ihr ausgezogener oberer Theil reicht manchmal bis zum Halse der besenförmigen Zellen.

Die Zellen der Seitentheile unterscheiden sich hauptsächlich von den eben beschriebenen durch eine schmale und niedrigere Gestalt. Zwischen ihnen sind aber nie die eben erwähnten birnförmigen Elemente vorhanden. Auch hier sind die Mittelzellen die längsten, denn Anfangs sind sie wegen des einspringenden Winkels, den die seitliche Zellsäule mit der Cuticula des Seitenrandes macht, sehr klein. Gegen die Flimmerrinne zu nehmen sie an Höhe ab, bis sie allmählich den Charakter niedriger Würfelepithelien annehmen. Ihre besenartigen

[1] Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. I. Bd. p. 300.

Digitized by Google

unteren Fortsätze verlieren sie aber nirgend, nur die Anordnung ihres Inhaltes in Kügelchen wird vermisst. Alle sonstigen vorhandenen Lückensysteme, welche besonders von Löwe beschrieben wurden, sind als Kunstproducte seiner Schnittmethode aufzufassen.

Die Außen- und Seitentheile des Lappens zeichnen sich durch ein sehr hohes Epithel aus, dessen Zellen schmale, lange Schläuche darstellen, meistens erfüllt mit den schon erwähnten Secretkügelchen (Fig. 12). Sie verkleinern sich nach den bekannten Einstülpungen oder Kiemensäcken zu, deren Wandung durchaus von einem niedrigeren Epithel ausgekleidet ist.

Der innere Theil oder das Endoepithel des Fadens ist auf den Schnitten äußerst niedrig, die Zellen breit, da hier der Ort ist, wo dem Gasaustausch von Seite des Epithels der allergeringste Widerstand geleistet werden darf (Fig. 14). Indessen wird man bei einer günstigen Maceration dieser Schicht gewahr, dass diese Zellen äußerst feine und lange Ausläufer besitzen, welche mit kernartig anschwellenden Nervenfasern in Verbindung sind. Die Zellen sind von der verschiedensten Gestalt, und man findet beinahe alle Formen, die in den Fühlern und im Mantelrande der Mollusken aufgefunden wurden. Wir treffen außer den großen Flimmerzellen auch die als Becher- und Pinselzellen beschriebenen Elemente an, welche außer einem Cuticularsaum auch mit Cilien oder Flimmerhaaren besetzt sind. Sie bilden das sogenannte Sinnesepithel des Kiemenfühlers, welches bald als Endoepithel, bald als Mundepithel bezeichnet wurde. Leider habe ich diese Verhältnisse erst dann genauer untersucht, als meine Tafeln schon lithographirt waren und so konnte ich keine Abbildungen mehr beifügen. Auf ihre nähere Beschreibung kann ich um so leichter verzichten, als sie von Flemming[1], Gebr. Hertwig[2] und Anderen neuerdings sehr genau beschrieben wurden.

Es ist aber höchst wichtig, dass dieser Theil der Hypodermis, welcher nach Semper dem ausgestülpten Schlunde der Anneliden entsprechen soll, sich in histologischer Beziehung so eng an das Epithel der Molluskenfühler anschließt.

Ich gehe nun zur Betrachtung der seitlichen Zellsäule über, welche von Löwe entdeckt und beschrieben wurde (Fig. 7—10). Die Zellsäule, welche nur im Faden vorhanden ist und nach oben und unten

---

[1] Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. p. 415.

[2] Die Actinien. Jena. 1879.

Digitized by Google

spitz endigt, besteht aus sehr großen sackähnlichen Drüsenzellen (Fig. 18), welche in eigenen Höhlungen liegen (Fig. 20). Jede von ihnen hat einen sehr kurzen spitzen Ausführungsgang (Fig. 18), welcher in die schon beschriebenen Canäle der Cuticula mündet (Fig. 16). Ihr Inhalt ist schleimig und dient wahrscheinlich zur Absonderung jener Schleimmassen, welche der Faden nöthig hat, um nicht zu sehr abgerieben zu werden. Sie fehlt an Stellen, die keinen Reibungen ausgesetzt sind, z. B. an den Enden der Fäden, so wie bei Arten, wo die Röhre sehr weit ist und demnach die Fäden nicht abgerieben werden, z. B. bei *Protula*. Hier wird sie durch Bindegewebsstränge ersetzt (Fig. 8).

Bei sehr jungen Exemplaren, wo die Basementmembran durch ihre Fortsätze noch keine Höhlungen gebildet hat, liegen diese Zellen eng neben einander in einem Niveau mit den Nachbarzellen, welchen sie sehr ähneln. Sie scheinen daher ganz der Hypodermis anzugehören. Zur Bildung der Zellsäule dient hauptsächlich die Basementmembran, welche die Seitentheile der Hypodermis abschließt. Anordnung und Verlauf dieser seitlichen Zellsäule hat Löwe genau beschrieben, daher ich auf eine Wiederholung derselben verzichte und nur noch erwähne, dass sie nach den Arten theils rudimentär, theils auch enorm entwickelt ist (Fig. 7—10).

Die Basementmembran, welche die Hypodermis von dem centralen Theile des Fadens abschließt, sendet nach innen wie nach außen seitliche Fortsätze ab, welche theils als Stütze der einzelnen Organe dienen, theils zur Sonderung der Muskel- und Nervenfasern führen. Ihr gegen den Basaltheil zu gelegener Theil gewinnt oft das Aussehen einer knorpeligen Platte (Fig. 10), welche dann schräg nach unten zu zwei Fortsätze absendet, die sich gewöhnlich gabelförmig öffnen und zugleich zur Bildung der Lückenräume für die Drüsen der seitlichen Zellsäule dienen. Dort, wo eine ausgeprägte Zellsäule fehlt, wie z. B. bei *Protula intestinum*, wird dieselbe durch ein faseriges Bindegewebe ersetzt (Fig. 8). Die Basementmembran sendet auch einen gabelförmigen Strang zum Gefäß, welcher als Stütze desselben dient, so wie Fasern zur Muskel- und Nervenmasse, welche zur Isolirung einzelner Bündel dienen.

Die zwei Muskelstränge, welche im obersten Theile des Fadens symmetrisch angelegt sind, dienen hauptsächlich zur Zurückführung des Blutes. Durch ihre Contractionen wird das zwischen ihnen liegende Gefäß comprimirt und sein Inhalt so hinaus befördert. Ihre Bewegungen sind peristaltisch, beginnen an den Lappen und setzen sich gegen die Spitze fort. Davon kann man sich am besten bei erblassten *Spirogra-*

Digitized by Google

phis-Kiemenfühlern überzeugen, wenn man sie lebendig beobachtet. Dieselben haben vom Blute eine grünliche Färbung, welche sich sofort verliert, wenn dasselbe hinaus befördert wird. Zuerst entfärbt sich immer der Basaltheil und erst später, den peristaltischen Bewegungen folgend, die obere Partie der Fäden. Ist das Blut so hinaus befördert, so stoßen die Kiemenherzen nach einigen Secunden ein neues Quantum desoxydirtes Blut in die Kiemenvenen, welches einige Zeit dort verharrt und Sauerstoff anzieht.

Ein und dasselbe Gefäß dient zur Zu- und Rückfuhr des Blutes. Dasselbe endet, ohne in Capillarnetze sich aufzulösen, spitz im Terminalfaden und sendet Seitenzweige, den Fiederchen entsprechend, nach rechts und links. Auch die Muskeln und der Nervenstrang verdünnen sich allmählich gegen die Spitze und senden auch Seitenästchen in die Fiederchen.

Die Fiederchen sind ziemlich einfach gebaut (Fig. 11), ganz nach dem Muster der Fäden. Eine einschichtige, aus platten Epithelien bestehende Hypodermis mit einer dünnen Cuticula umgiebt sie. Das Sinnesepithel, welches den Fiederchencanal auskleidet, geht ohne feste Grenzen in das andere über. Eine zarte Basementmembran umgiebt das Bindegewebscentrum, welches ein spitz endigendes Gefäß in sich enthält. Die Musculatur besteht aus einigen langen platten Muskelzellen, welche sich um das Gefäß winden und durch ihre Contractionen das Hinausbefördern des Blutes bewerkstelligen. Unter dem Sinnesepithel finden wir einige, zu großen Nerven anschwellende Nervenfasern, welche ich schon oben erwähnt habe. Dieselben sind auch hier im Zusammenhang mit den Fortsätzen der flimmernden Sinneszellen. Die Cilien dieser Zellen sind sehr lang und dicht, ihre Bewegungen pendelförmig.

Einen sehr interessanten Theil des ganzen Kiemenfühlerapparates bildet der Deckel der Serpulen, welchen wir an der Stelle des längsten Fadens finden. Seine Gestalt ist ziemlich mannigfaltig und bietet zur Unterscheidung der Gattungen und Arten sichere Anhaltspunkte, wie aus den Arbeiten von PHILIPPI[1], SCHMARDA[2] und GRUBE[3] hervorgeht. Bei *Filograna* und *Apomatus* giebt der erste Faden seine Function nicht auf, indem sein Stiel regelmäßig gefiedert ist und nur durch eine am

---

[1] Archiv für Naturgeschichte. X. Jahrgang. 1844. Bd. I. p. 186.

[2] Neue wirbellose Thiere. II. Theil. p. 27.

[3] Mittheilungen über die Serpulen. Sitzung der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur, am 19. Juni 1861. p. 53.

Digitized by Google

freien Ende vorhandene Blase auch die Function eines Deckels übernimmt (Fig. 29). Bei den übrigen Serpulen jedoch scheint die Athmungsfähigkeit des ersten Fadens durch die Bildung eines Deckels zu Grunde zu gehen, denn das erste Bedürfnis des Deckels ist die Bildung einer dicken und starken Cuticula, die den äußeren Einflüssen gut zu widerstehen vermag. Schon bei *Apomatus* wird die kugelige Blase von einer ziemlich festen und resistenten Cuticula überzogen, wodurch das feine Tastvermögen des Fadens verloren ging. Bei den meisten Arten aber vermisst man auch die Fiederchen im Stiele, wodurch alle die bekannten Functionen eines Fadens verloren zu sein scheinen. Doch nimmt der Deckel außer den Schutz des Thieres auch andere ganz eigenthümliche Verrichtungen an, wie z. B. bei *Spirorbis*, wo er als Eibehälter fungirt.

Wie aus den voranstehenden Daten die physiologische Bedeutung ziemlich klar wird, so ist auch seine morphologische bereits vor längerer Zeit außer Zweifel gestellt. Ich citire hierfür nur Fritz Müller[1]. Dieser fand drei Wurmröhren, deren Bewohner drei Paar Kiemenfäden ohne Deckel besaßen; später hatte sich einer der Kiemenfäden in einen keulenförmigen Deckel verdickt. Nach weiteren 3 Tagen, während deren ein neues Paar Kiemenfäden herausgesprosst war, hatte der Deckelstiel seine seitlichen Fäden verloren. Offenbar ist also der Stiel sammt Deckel einem der anderen Fäden gleichwerthig, es handelt sich daher für mich nur um eine genauere Darstellung der histologischen Structur, um auch aus ihr die erwähnte Homologie zu begründen.

Trotz der zierlichen Gestalt des Deckels wurden wenige Forscher zu ihrer Untersuchung angelockt, denn außer der citirten Arbeit von Grube, in welcher sehr wenig Anatomisches zu finden ist, weiß ich keine zweite zu nennen, die den Deckel morphologisch behandelte.

Von den bekannten Serpulen hatte ich hauptsächlich drei Repräsentanten zur Untersuchung gewählt, deren Deckel auch äußerlich kurz beschrieben sei.

Bei *Serpula vermicularis* L. ist der Deckel trichterförmig, mit gezähneltem Rande, und wird von einem rundlichen Stiele in der Mitte unterstützt. Die obere Fläche des Trichters ist vertieft, mit concavem Boden, und dieser strahlenartig von Furchen durchzogen, welche von den Randeinschnitten ausgehen, aber das Centrum nicht erreichen. Die Zahl der durch Randeinschnitte hervorgerufenen Randzähne variirt zwischen 50—70 (Fig. 21 und 25).

---

[1] »Für Darwin«. Leipzig 1864. p. 76.

Digitized by Google

Eupomatus uncinatus Phil. hat einen ähnlichen Deckel, nur trägt die Innen- oder Endfläche des Trichters einen Kranz von Stäbchen (Virgulae) (Fig. 26 und 27).

Vermilia infundibulum Phil. besitzt einen annähernd sichelförmigen Trichter, dessen obere Hälfte verkalkt ist und der unteren Hälfte förmlich aufsitzt. Der Stiel ist drehrund und unterstützt den Deckel nicht in der Mitte, sondern unter der Rückenhälfte (Fig. 28).

Bei Allen lassen sich äußerlich zwei Theile unterscheiden, der Stiel und der Trichter, welche auch morphologisch verschieden sind. Beide Theile haben mit den Fäden gleiche Gewebe, doch ist die Anordnung derselben sehr verschieden. Die im Lappen vorhandenen Gewebe setzen sich auch im Stiele weiter fort, welcher außer einem Gefäßast auch einen Nerven und ein Muskelbündel bekommt. Das Gefäß läuft genau in der Mitte des Stieles und sendet in einer gewissen Höhe Seitenzweige ab (Fig. 21).

Legt man nun einen Quer- oder Längsschnitt durch den Stiel oder Trichter, so findet man Folgendes: Eine geschichtete Cuticula, eine aus einzelligen Drüsen bestehende Hypodermis, welche die erstere ausscheidet, eine centrale Bindegewebsmasse mit zwei Nervenstämmen und ein Gefäß. Muskeln kommen nur im Stiele vor (Fig. 21, 22).

Um von dem feineren Bau des Deckels eine leichtere Übersicht zu gewinnen, werde ich im Nachfolgenden nur den Deckel von *Serpula vermicularis* eingehender beschreiben und erst nachher einige Unterschiede im Bau der erwähnten Arten vorführen. Macht man einen Querschnitt durch den untersten Theil des Stieles, so sieht man, dass die Wandung im Verhältnis zum Centrum sehr dick, und dass die Bindegewebssubstanz, welche das letztere ausfüllt, sehr schwach entwickelt ist und ein mehr knorpeliges Aussehen besitzt (Fig. 22, 23). Das Centrum wird meist von dem Gefäß und den Muskeln ausgefüllt, während die Nervenstränge zwischen die Epidermiszellen eingeschoben sind. Je weiter nach aufwärts man die Schnitte verfolgt, um so stärker sieht man das Bindegewebe auf Kosten der genannten Gebilde entwickelt (Fig. 24, 25). An der Stelle, wo der Stiel sich erweitert, beginnt der Trichter, der von jenem sich durch Folgendes unterscheidet: Die Nerven verzweigen sich und treten mehr in das Centrum zurück und das Gefäß sendet Seitenzweige aus, die alle ampullenförmig endigen, ohne sich in Capillarnetze aufzulösen (Fig. 21). Je mehr man zum Boden kommt, desto mehr Nervenäste und Ampullen trifft man an. Die Hypodermis des Bodens ist etwas dünner, als die der übrigen Theile.

Die homogene Cuticula besteht aus mehreren über einander liegen-

Digitized by Google

den Schichten, welche ihr eine wellenförmige Streifung verleihen. Sie dringt am Boden, den Furchen entsprechend, etwas nach innen und verursacht das Bild einer radiären Kammerung (Fig. 25). Sie verleiht dem Deckel Elasticität und Festigkeit, durch welche er den äußeren Einwirkungen so wie den Reibungen gut zu widerstehen vermag. In der Cuticularschicht des Stieles lassen sich dieselben großen Poren zerstreut nachweisen, welche ich in der Cuticula der Fäden nachgewiesen habe.

Während, wie schon CLAPARÈDE hervorhebt, die Cuticula der sedentären Anneliden sehr zart ist, da der Körper durch die Röhre geschützt wird, muss an dieser Stelle, die immer den äußeren Einflüssen ausgesetzt ist, sich eine starke Cuticula entwickeln. In dieselbe findet man sehr oft Kalkkörner eingebettet (Fig. 30).

Die Hypodermis besteht aus langen flaschenförmigen Zellen, deren Länge nach den Örtlichkeiten verschieden ist. Gewöhnlich sind sie langgezogen, unten besenförmig, mit einem großen Kerne im Halse. Die Kerne stehen meistens in gleicher Höhe und bilden knapp unter der Cuticula eine gut markirte Linie. Die Zellmembran ist zwar dünn, jedoch sehr resistent und widersteht den Einwirkungen der Reagentien sehr gut. Die Zellen heften sich meist gruppenweise zusammen und scheinen eine einzige Zelle mit großem Bauche darzustellen. Bei einer längeren Maceration jedoch in RANVIER'schem Alkohol zerfallen sie in lange cylindrische Zellen. Ihr Protoplasma wird durch eine Reihe dicht anliegender Secretkügelchen verdrängt, welche sehr leicht mit selbständigen Gebilden verwechselt werden können. Die Kügelchen, welche auf mit Boraxcarmin gefärbten Schnitten sich vorzüglich erhalten, zerfließen im Halse der Zellen und machen diese Gegend oft unklar. In vielen Fällen kann man das Zellplasma kaum nachweisen und nur der große Kern spricht für die Zellnatur der großen Schläuche. Es ist aber höchst interessant, dass diese Zellen an verschiedenen Stellen ihrer Länge Ausläufer besitzen, welche mit Gebilden, die EISIG[1] als Fadenzellen bezeichnet hat, in engster Verbindung sind. Diese Fadenzellen haben ihren Kern bald näher bald ferner ihrer Anhaftungsstelle, und daher finden wir dieselben in der Hypodermisschicht überall zerstreut (Fig. 30). Höchst wahrscheinlich sind diese fadenförmigen Gebilde die Endigungen von unter der Hypodermis liegenden Nervenfasern, welche zu einem Kerngebilde anschwellen und mit den Ausläufern dieser Zellen in Verbindung treten. Leider konnte ich aus den

[1] l. c. p. 301.

Digitized by Google

schon erwähnten Gründen keine Zeichnungen zur Erklärung beilegen, muss aber erwähnen, dass ich nachträglich, da ich durch die Güte von Dr. Eisig auf ähnliche Endigungen aufmerksam gemacht wurde, einen Zusammenhang dieser Fadenzellen mit den Nerven auch constatirt habe. Außer diesen beschriebenen Zellen finden wir noch schlauchförmige mit granulirtem Inhalte am Boden des Deckels (Fig. 31).

Beide Arten von Zellen, die ich nur auf diesem Theil des Deckels vorfand, wurden von McIntosh[1] auch bei *Magelone* gefunden, wenigstens scheinen jene ihnen sehr ähnlich zu sein, denn ihr Inhalt soll entweder aus hellen oder granulirten Kügelchen bestehen. McIntosh fasst die letzteren nach Claparède als stäbchenerzeugende Zellen auf, welche besonders bei Spioniden vorkommen. Ob nun meine grobkörnigen Zellen jenen entsprechen, muss ich dahin gestellt lassen, da ich in ihnen nie Stäbchen finden konnte.

Zwischen der Hypodermis und dem Bindegewebscentrum finden wir die Basementmembran, welche sich wie ein feiner Saum an den Grenzen kundgiebt.

Der ganze innere Raum wird von einer Art Bindegewebe ausgefüllt, das auch in die Lücken der Hypodermis einzudringen scheint.

Dieses Gewebe erinnert an den hyalinen Knorpel, gehört jedoch zu dem bei wirbellosen Thieren so sehr verbreiteten Gallertgewebe. Nach Ray Lankester's[2] neuer Eintheilung wird es wohl zu den »ectoplastic connective tissues« gehören, da die Metamorphose des Protoplasmas der embryonalen Zellen wesentlich an der Oberfläche vor sich geht.

Wir finden eine homogene Grundsubstanz mit eingelagerten Zellen, die bald mehr, bald weniger zahlreiche Ausläufer entsenden, welche netzartig unter einander in Verbindung treten. Diese Ausläufer sind äußerst fein und lang, so dass man in der Intercellularsubstanz oft feine Fasern antrifft, die ein selbständiges Netzwerk zu bilden scheinen, ähnlich wie bei Coelenteraten, wo dies oft beschrieben wurde. Die Ausläufer sind immer solid aussehende Fasern, und die Intercellularsubstanz nimmt bald zu bald ab. Das Protoplasma dieser Zellen ist feinkörnig, mit einem großen Kern, der sich in Carminlösungen sehr intensiv färbt. Diese Zellen trifft man entweder einzeln oder zu mehreren verschmolzen in der Grundsubstanz (Fig. 32) an. Auf Längs-

[1] Anatomie von *Magelona*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXI. Bd. p. 411.

[2] On the Connective and Vasifactive Tissues of the Medicinal Leach. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XV. New ser. 1880. p. 307.

Digitized by Google

schnitten wird man öfters gewahr, dass sie parallel der Achse des Stieles sich anordnen und das Aussehen von Lamellen bekommen. Auf den ersten Blick würde man glauben, hier wären Nerven vorhanden, bei denen die Fasern (Ausläufer) mit Ganglienzellen in Verbindung ständen, besonders ähnlich den Nerven der Plathyelminthen (Fig. 34).

Die Modificationen dieses Bindegewebes sind nach den Ortsverhältnissen sehr verschieden. Im untersten Theile des Stieles, wo dieser mit dem Kiemenlappen zusammenhängt, findet man kleine, weniger verzweigte Zellen in der sehr spärlichen Intracellularsubstanz. Es ähnelt sehr der embryonalen Form. Etwas höher trifft man bereits Zellen an, die sich durch Größe und durch die Zahl ihrer Ausläufer auszeichnen und eine gut entwickelte Intercellularsubstanz haben. Besonders verbreitet ist dieses Bindegewebe im Deckel, wo die Zellen in großer Menge bald einzeln bald vereinigt vorkommen und durch ihre Ausläufer ein äußerst feines Netzwerk bilden (Fig. 28 und 32). Dieselben Zellen findet man aber besonders dicht neben einander um das Blutgefäß, welches durch sie in den Besitz eines Bindegewebsschlauches gelangt (Fig. 33). Dieser Schlauch verzweigt sich den Gefäßästen folgend und umgiebt auch die Ampullen. Das Bindegewebe im Centrum wird von einer Basementmembran umgeben, welche sich zwischen die Epidermiszellen und die Nervenstränge drängt (Fig. 22, 28). Dieses eben beschriebene Gewebe ist unter den Evertebraten besonders bei vielen Würmern und im Mantel der Tunicaten verbreitet. In dem Kragen der Sabelliden und Terebelliden scheint es nach den Untersuchungen von CLAPARÈDE sehr gewöhnlich zu sein.

Das einfachste Verhalten im Stiele zeigen die Muskeln. Es ist nur ein einziger, aber sehr starker Muskelschlauch vorhanden, der bis zur Grenze des Trichters reicht (Fig. 28). Hier heftet er sich mit sehnenförmigen Ausläufern theils an die Intercellularsubstanz, theils an die Epidermiszellen an. Die Muskelfibrillen sind ziemlich stark, färben sich sehr intensiv und sind durch diese Merkmale von den Nervenfasern leicht zu unterscheiden.

Ein sehr interessantes Verhalten zeigen die Nerven. Wie bekannt treten zwei Nervenstränge in den Kiemenfühlerlappen ein, einer für den rechten, der andere für den linken Lappen. Jeder dieser Stränge theilt sich gleich beim Eintritt in zwei Äste, von denen der eine direkt in den Stiel eintritt, der andere hingegen, der Zahl der Kiemenfühlerfäden entsprechend, sich verzweigt. Der erstere, der am Grunde des Stieles sich vielfach verästelt, liegt auf der Innenseite zwischen Epidermis und Bindesubstanz. In seinem Verlaufe theilt er

Digitized by Google

sich bald wieder in zwei Äste, welche sich dann in die Epidermis einschieben (Fig. 30 und 22, 23). Wir finden daher an den Querschnitten diese Stränge, von einer Bindegewebskapsel umgeben, an den Seitentheilen des Stieles tief in der Hypodermis. Das Neurilemm, welches den Nervenstrang umgiebt, theilt den ganzen Strang in mehrere Partien. In der Nähe des Deckels jedoch beginnen sich diese Stränge dichotomisch zu verzweigen, zuerst in 2, dann in 4 Äste etc., der Zahl der Deckelzähne entsprechend (Fig. 24, 25). Die letzten Äste sind aber schon so fein, dass man sie kaum noch auffinden kann. In der Nähe des Deckels treten, wie schon erwähnt, die Nerven aus der Hypodermis in das Centrum zurück, senden aber zahlreiche Äste in dieselbe, welche mittels der beschriebenen Fadenzellen zu endigen scheinen und mit den Ausläufern der Epidermiszellen in Verbindung treten.

Das Gefäß läuft immer in der Mitte des Stieles und wird nach außen von seiner zarten Wandung mit Muskelzellen und einem Bindegewebsschlauch umsponnen. Wo sich der Stiel zu erweitern beginnt, sendet es mehrere Nebenäste aus, welche alle in kolbenförmigen oder runden Erweiterungen endigen. Auch diese Blasen oder Ampullen werden von den bekannten Muskelzellen umsponnen, contrahiren sich in großen Pausen ziemlich schwach und treiben so das oxydirte Blut nach den Kiemenherzen (Fig. 21, 26—28).

Dieses im Deckel vorhandene Gefäßnetz erinnert sehr an jene, welche Huxley, Leuckart, Hertwig und Andere im Mantel der Tunicaten gefunden haben, wo die peripherischen Gefäße sich auch kolbenförmig erweitern.

Äußerst zahlreich treffen wir diese Ampullen knapp unter der Epidermis, besonders am Boden des Deckels, welcher, wie bekannt, aus einer dünneren Wand besteht als die übrigen Theile derselben. Es ist gar nicht unwahrscheinlich, dass bei einer eventuellen Trockenlegung — bei welcher Gelegenheit die Röhre mit dem Deckel fest verschlossen wird, damit der Körper theils seine Feuchtigkeit behält, theils vor dem Eindringen der Feinde geschützt sei — der Deckel in einem gewissen Grade die Respiration vollführt, indem der Boden, wo äußerst viele und große Ampullen vorhanden sind, allein mit der Außenwelt in direkter Verbindung steht und so die Gasdiffusion bewerkstelligen kann. Auch im Wasser kann das Blut in diesen Räumen leichter Sauerstoff anziehen, als wenn sie tiefer im Centrum sich befinden würden. Ähnliche Blutgefäßendigungen in für Athmung differenzirten Organe finden wir auch bei *Hermella* und *Eunice*, so wie in den wahrscheinlich als Kieme fungirenden Rückencirren von *Psammathe cirrata* etc.

Digitized by Google

Vergleicht man nun den Stiel mit dem Trichter, so findet man, dass zwischen beiden kleine Unterschiede obwalten. Während wir im Stiel einen Muskel, zwei Nervenstränge und ein Blutgefäß auffinden, vermissen wir den ersteren im Trichter und finden die Nerven und Gefäße den am Deckelrand vorhandenen Zähnen entsprechend verzweigt.

Werfen wir auch einen Blick auf den Durchschnitt eines Kiemenfühlerfadens. Außer der Cuticula, der Epidermis und dem centralen Bindegewebe finden wir noch einen Nervenstrang, zwei Muskelbündel und ein Gefäß, also dieselben Theile wie im Stiele. Die Anordnung der Muskeln und Nerven ist zwar eine andere und auch die Zahlenverhältnisse sind nicht die gleichen, aber alle diese Unterschiede sind nur den Localverhältnissen zuzuschreiben. Es scheint mir jedoch, dass auch im Kiemenfaden zwei Nervenstränge vorkommen, die sehr nahe neben einander gelegen sind. Die seitliche Zellsäule des Fadens fehlt.

Die Kiemenfiederchen haben bekanntlich keinen selbständigen Muskel und ihr Gefäß endet blind. Nehmen wir eine dem Randzahn des Trichters entsprechende Partie, so finden wir dieselben Verhältnisse. Natürlich ist die dicke Cuticula und die chitinogene Hypodermis beim Fiederchen durch eine zartere Membran und eine niedrige, theilweise flimmernde Epidermis ersetzt, da beiden Gebilden verschiedene Functionen zukommen. Denken wir die Fiederchen wären an der Spitze des Fadens im Kreise angeordnet und den Verhältnissen entsprechend verschmolzen, so käme der gestielte Deckel heraus.

Den geschilderten Verhältnissen zufolge dürfte der Stiel morphologisch dem Kiemenfühlerfaden, der Trichter den Kiemenfühlerfiederchen entsprechen, das heißt, er hat den morphologischen Werth eines Fadens des Kiemenfühlers.

Die Function des gestielten Deckels ist einfach. Durch den Stielmuskel wird der feste Verschluss der Röhre ermöglicht und so der weiche Körper vielseitig geschützt. Die starke Cuticula und die dicke Epidermis können den äußeren Einwirkungen gut widerstehen. Er besitzt noch alle Functionen des Fadens, jedoch weniger gut entwickelt. Die Verzweigungen der Nerven im Epithel ermöglichen sein Tastvermögen und die unter ihr vorhandenen Ampullen in gewisser Beziehung die Athmungsfunction.

Der eben beschriebene Bau des Deckels von *Serpula vermicularis* kommt auch den anderen beiden aufgeführten Arten zu, nur mit einigen Modificationen.

Bei *Eupomatus* sind die Deckelstäbchen von derselben Beschaffenheit wie der Trichter, dessen Gewebe sich einfach in ihn fortsetzen.

Digitized by Google

Besonders groß und zahlreich sind die Ampullen im Trichter, die auch in den Stäbchen vorzufinden sind (Fig. 26).

Bei *Vermilia* ist der Stiel sehr biegsam und contractil, was einer schwachen Cuticula und einem großen Muskelbündel zuzuschreiben ist. Im Trichter hingegen wird Cuticula und Hypodermis sehr dick, so dass das centrale Bindegewebe auf einen kleinen Raum beschränkt ist. Auf dem Trichter sitzt eine Chitinmütze, welche im Innern in mehrere Etagen getheilt ist (Fig. 28). Die einzelnen Chitinmembranen sind porös und gestatten das Eindringen von Wasser in diese Räume, die ich als Wasserräume bezeichnen will. Dieser Mütze sitzt eine zweite, kalkige Mütze auf, welche dem Deckel nebst ihrer Elasticität noch eine gewisse Härte gewährt. Legt man sie in Säuren, so löst sich der Kalküberzug ab. Es ist daher der Deckel nicht verkalkt, wie man gewöhnlich annimmt, da nur einfache Kalkablagerungen vorhanden sind. Dass die Wasserräume Beziehungen zur Athmung haben, ist kaum zu bezweifeln.

II. Über die Kiemenfühler der Sabellen. Die Kiemenfühler der Sabellen sind durch das Vorhandensein eines Knorpelgerüstes von denen der Serpulen sofort zu unterscheiden. KRUKENBERG hat in seinen physiologischen Vorträgen zuerst diese Substanz chemisch untersucht und sie von eigentlichem Knorpel sehr verschieden gefunden. Ohne mich in dieses chemische Detail einzulassen, werde ich den Kiemenfühler nur von dem Standpunkte der Histologie betrachten. Auch kann ich mich recht kurz fassen, da eine genaue Schilderung derselben von CLAPARÈDE[1] schon existirt, der ich aber nur da erwähnen werde, wo sie mit den von mir gefundenen Ergebnissen nicht in Einklang steht.

Die Bildung des Lappens und der Kiemenfühlerfäden geschieht in ähnlicher Weise, wie ich es bei den Serpuliden geschildert habe, mit dem Unterschiede jedoch, dass hier ein Theil der Körperlängsmuskeln sich an die knorpelige Platte anheftet.

Ein Querschnitt durch den Kopf geführt zeigt, wie die beiden Kiemenlappen mit einander an der Dorsalseite verbunden sind. Diese hufförmige Knorpelplatte sendet nach unten zu einen spitzen Fortsatz, der zur Anheftung jener Muskeln dient, welche die Annäherung der beiden Hälften bewerkstelligen. Hat diese Platte einmal den Rückentheil ganz in Anspruch genommen, dann finden wir diese Muskeln zwischen Nervenstrang und Kiemengefäß eingeschoben (Fig. 35).

Der Kiemenlappen wird von einer Cuticula und einer Hypodermis

[1] Recherches sur la Structure des Annélides sédentaires. Genève 1873. p. 105.

Digitized by Google

bekleidet, welche den mit einem festen Perichondrium versehenen Knorpel umgeben. In dem mit Bindegewebe spärlich erfüllten Centrum finden wir Muskeln, Nerven und Gefäße. Die einzelnen Fäden sind an ihrer Basis mit separaten Muskeln versehen, welche den trichterförmig ausgebreiteten Fühler zusammenlegen können (Fig. 36).

Eine seitliche Zellsäule, welche nach EHLERS' mündlicher Mittheilung an LÖWE (l. c.) auch bei Sabelliden vorkommen soll, habe ich nicht wieder gefunden und muss daher ihre Existenz dahingestellt sein lassen.

Die Hypodermis besteht aus chitinogenen Drüsenzellen, deren Inhalt aber nie zu Kugeln gruppirt ist. An Querschnitten sieht man bei starken Vergrößerungen zwischen ihnen andere, den Spermazellen ähnliche Gebilde, die vielleicht den Fadenzellen entsprechen mögen (Fig. 41).

Das Knorpelgewebe hat eine frappante Ähnlichkeit mit jenem, welches aus dem Zungenknorpel der Gastropoden beschrieben wurde. Es besteht aus verschieden geformten, meist abgerundeten oder polygonalen Zellen mit rundlichem Kern (Fig. 38, 39). Die Zellen sind durch doppelt conturirte Wände getrennt, die aus der Verschmelzung der Membranen hervorgegangen sind, welche auf und von den einzelnen, ursprünglich bloß aus Kern und Protoplasma bestehenden Zellen allmählich abgelagert wurden und sich verdickten. Die Ähnlichkeit mit einem Pflanzengewebe, wie schon Viele hervorgehoben, ist sehr groß. Die Zellen geben den Geweben ein blasiges Aussehen. Die Hohlräume sind mit Flüssigkeit angefüllt, und manchmal ist nur ein Häufchen Protoplasma darin, welches aber öfters unregelmäßige Ausläufer entsendet. Die Zellen sind kaum zu isoliren, und diese Thatsache bekräftigt die Anschauung, dass die Zellwände eigentlich intercellulare Bildungen sein könnten. Die knorpligen Ausläufer in den Kiemenfäden werden von einer faserigen Membran umgeben, die der ganzen Länge nach an einer Stelle eine Falte bildet (Fig. 40).

III. Verwandtschaftsbeziehungen. Die große Verwandtschaft zwischen Anneliden und Wirbelthieren wird durch neue Thatsachen mehr und mehr bekräftigt. Seit DOHRN's Vorgang sind von verschiedenen Seiten sehr werthvolle Zeugnisse beigebracht worden, welche auf die Chaetopoden oder überhaupt auf gegliederte Würmer als die gesuchten Vorfahren der Chordaten hinzuweisen scheinen. Leider werden aber zu Gunsten dieser Verwandtschaft auch solche Be-

Digitized by Google

ziehungen herangezogen, welche nicht die geringste Beweiskraft haben, im Gegentheil die Lösung von phylogenetischen Problemen erschweren. Ein Beispiel hierfür werden wir gleich zu besprechen haben.

Für die Zwecke der Respiration können dem morphologischen Principe nach verschiedene Einrichtungen bestehen, die aber in einem Umstand, dem der Flächenvergrößerung der respirirenden Körperstelle, mit einander harmoniren. GEGENBAUR hebt richtig hervor, dass bei Annulaten sich diese Gebilde als aus mannigfaltigen Anpassungszuständen hervorgegangen ergeben, so dass verschiedene Gebilde Umwandlungen zu Athemorganen eingingen.

Im Allgemeinen lassen sich zwei verschiedene Formen von Kiemenbildungen unterscheiden. Entweder treten diese als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente auf, so dass an den dorsalen Parapodien der verschiedensten Körperabschnitte eine Kiemenentfaltung stattfindet, oder sie bilden sich in Folge der bekannten Lebensweise der Serpulaceen am Kopfe aus und bestehen aus solchen Organen, die auf den übrigen Körperabschnitten nicht wiederkehren und somit mit den Segmentalkiemen nichts zu schaffen haben. Weder die Entwicklungsgeschichte der Serpulaceen, noch die heute noch existirenden Formen dieser Gruppe zeigen irgend welche Spuren dieser Anhänge an ihren Segmenten. Diejenigen, welche am ersten Metamer, dem sogenannten Kopflappen, sitzen und dessen directe seitliche Fortsätze bilden, entsprechen nach Lage und Beschaffenheit den Fühlern der Glieder- und Weichthiere und können keineswegs als Überreste jener paarig angeordneten Kiemenanhänge betrachtet werden, welche man an jedem Segmente einer typischen Urform supponirt. Es war auch bisher Niemand, der Anhaltspunkte zur Homologisirung dieser vom Hautmuskelschlauch ausgehenden Bildungen suchte, im Gegentheil wurden dieselben als in morphologischer Hinsicht verschiedene Organe betrachtet, die auch in functioneller Hinsicht verschieden sind.

Aber obwohl beide Bildungen verschiedenen Ursprunges sind und auch im Plane nicht Vieles gemeinsam haben, so wurden doch Versuche gemacht, sie mit den Kiemen der Chordaten zu homologisiren. Die Segmentalkiemen der Würmer wurden mit den Kiemenblättchen der Fische, die Kopfkiemen aber mit dem ganzen Kiemenapparat derselben verglichen.

In Bezug auf erstere hebt BALFOUR in seiner weitbekannten Arbeit »On the Development of Elasmobranch fishes« p. 211 hervor, dass beide Anhänge nur dann als homologe Gebilde betrachtet werden dürften, wenn es sicher nachgewiesen wäre, dass die Kiemenblättchen der

Digitized by Google

Fische vom Epiblast gebildet werden. Gehören sie aber dem Hypoblast an, so ist ihre Homologie höchst unwahrscheinlich.

Dagegen sucht Dohrn in seiner neuen und höchst interessanten Arbeit »Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers« die Frage in einem anderen Lichte darzustellen. Seines Erachtens sind die Kiemenblättchen weder ecto- noch entodermal und gehören durchaus dem Mesoderm an; er findet daher in der Homologisirung der Fisch- und Annelidenkieme keine unübersteiglichen Schranken. Die Frage, sagt er, liegt viel complicirter, als dass sie mit einer so simplen embryologischen Beobachtung entschieden werden könnte, zugleich bietet sie so weittragende Gesichtspunkte, dass er ihrer ausführlichen Erörterung erst später näher treten wird.

Obschon beide Forscher nicht direct angeben, auf welche Kiemenanhänge der Würmer sie die Homologie beziehen, so bleibt nach ihren Schilderungen kaum ein Zweifel übrig, dass sie bei ihren Vergleichungen nur die Segmentalkiemen in Betracht zogen.

Ich will es hier weder bejahen noch bestreiten — da meine Untersuchungen auf dieses Gebiet nicht reichen — ob es gelingen wird, Anhaltspunkte für die Homologisirung dieser Segmentalanhänge zu finden, und gehe daher zur Erörterung der zweiten Frage über, ob die Kopfkiemen oder besser gesagt die Kiemenfühler der Serpulaceen eine Verwandtschaft mit den Fischkiemen aufweisen?

Das Vorhandensein des bekannten knorpligen Gerüstes in den Kiemenfühlern der Sabelliden hat besonders dazu bewogen, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen beiden zu suchen. Leydig[1] war der Erste, welcher eine Ähnlichkeit in dem Knorpelgerüst beider vorfand, ohne irgend welche Verwandtschaft hervorzuheben. Er sagt nämlich auf p. 328 seiner citirten Arbeit: »Bemerkenswerth ist der feinere Bau dieser Kiemen: sie besitzen in den Stämmen eine Art Skelett, das von Kalilösung nicht angegriffen wird und in seinem Aussehen sehr an den Knorpel erinnert, welcher bei den Fischen die Kiemenblättchen stützt.«

Die Bildung dieses Stützorganes kann man nur aus dem Bedürfnisse erklären, dass die feinen Fäden ziemlich fest und sicher um den Mund zu stehen haben. Wir finden ja solche knorplige Gewebe auch

[1] Anatomische Bemerkungen über *Carinaria, Firola* und *Amphicora*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. p. 328.

Digitized by Google

bei den Mollusken sehr verbreitet, ohne dass man durch ihr Vorhandensein oder ihre zweckentsprechende Bildung gleich darauf gekommen wäre, nach Verwandtschaftsbeziehungen zu suchen. Wie wenig Bedeutung aber dieses Gewebe zur Beantwortung der phylogenetischen Fragen hat, das zeigt das Fehlen desselben bei einer ganzen Gruppe dieser Familie, nämlich den Serpulen.

Den Gedanken, die Kiemen der Serpulaceen mit denen der Vertebraten zu homologisiren, finden wir zuerst bei SEMPER, der in seiner Arbeit »Über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere« durch einen Querschnitt einer *Sabella*-Kieme dazu verleitet wurde. Auch ich wurde durch das eigenthümlich schöne Bild, welches ein Querschnitt darbietet, besonders wegen des Vorhandenseins des knorpligen Stützgerüstes, dazu gebracht, die SEMPER'sche Anschauung für recht wahrscheinlich zu halten. Doch schon bei der Untersuchung der *Serpula*-Kieme, wo wie bekannt das Knorpelgerüst fehlt, wurde meine Ansicht sehr schwankend. Und je mehr ich mich in die Detailuntersuchung einließ, desto klarer wurde mir die Unwahrscheinlichkeit dieser Anschauung, in welcher ich zuletzt eine gezwungene Heranziehung zur Lösung dieser Frage erblicken musste. Während aber SEMPER sich damit begnügte, Anhaltspunkte zur Homologisirung mit den Fischkiemen zu suchen, ging LÖWE noch weiter und verglich den Querschnitt des Kiemenfühlers mit einem Querschnitt des Kopfes eines Kaninchenembryo! Da aber LÖWE am Ende seiner Speculationen dieselben selbst als rein hypothetisch erklärt, so kann ich ihre Darlegung dem Leser ersparen.

Bevor ich nun auf die Widerlegung der SEMPER'schen Ansichten eingehe, erlaube ich mir kurz den Plan der Fischkieme mit dem der Kiemenfühler zu vergleichen.

Bekanntlich finden wir bei den Fischen von der Schädelbasis ausgehende Bogensysteme, welche hinter der Mundöffnung liegenden Metameren angehören und den Stützapparat der Kiemen bilden. Die zwischen ihnen befindlichen Spalten leiten das durch den Mund aufgenommene Wasser an den Kiemen vorüber nach außen. Die Kiemen selbst bestehen mit wenigen Ausnahmen aus Blättchen oder büschelförmigen Fortsätzen und liegen immer an den Bogen, also hinter dem Eingange des Nahrungscanals, aber immer so, dass die Mundhöhle zugleich zur Athemhöhle wird. Zu jedem Blättchen tritt ein Ästchen der in der Furche der Kiemenbogen verlaufenden Kiemenarterie, die sich darin in ein Capillarnetz auflöst, aus welchem am entgegengesetzten Rande des Blättchens der Ast einer Epibranchialarterie sich entwickelt,

Digitized by Google

deren Stamm wiederum in der Furche an der Basis der Blättchen verläuft.

Bei den Serpulaceen liegen dagegen die Kiemenbogen (die sogenannten Fühlerfäden), welche manchmal in großer Zahl vorhanden sind, am Kopfe selbst und entbehren bei den Serpulen des knorpligen Stützapparates ganz. Die zwischen ihnen vorkommenden Höhlungen, welche man mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere verglichen hatte, liegen am Grunde (an der Verwachsungsstelle der Fäden) und zwar in Kreisen oder Spiralen vor der Mundhöhlung, mit welcher sie nie in Verbindung treten. Das Wasser wird nicht durch den Mund den Kiemen zugeführt, sondern diese führen Wasser dem Munde zu. Sie liegen immer vor und nie hinter dem Eingange des Nahrungscanales. Die Kiemen- und Epibranchialarterien werden hier durch ein einziges Gefäß ersetzt, welches das Blut zur und von der Kieme leitet, und sich niemals in Capillarnetze auflöst. Einzig und allein in der Anordnung der Blättchen (der sogenannten Kiemenfiederchen) finden wir eine Übereinstimmung, indem dieselben auch in zwei Reihen mit ihrer Basis an die Fäden angeheftet sind, aber anstatt nach außen zu sitzen, sind sie nach innen gegen die Mundöffnung zu gerichtet. Der ganze Apparat betheiligt sich sowohl an der Athmung als auch an der Tastfunction und Herbeischaffung der Nahrung.

Trotz der geschilderten Verschiedenheiten behauptet SEMPER mit Sicherheit die Homologie beider Organe, und LÖWE schließt sich in seiner erwähnten Abhandlung diesen Anschauungen, ohne die besprochenen Verhältnisse in Betracht zu ziehen, mit folgenden Worten an: »Die Identität zwischen der Beschreibung SEMPER's und der meinigen wird dadurch nicht gestört, dass bei der von mir untersuchten *Spirorbis* die Knorpelstränge fehlen, während sich SEMPER hauptsächlich auf die *Sabella*-Kieme stützt, der bekanntlich ein Knorpelgerüst zukommt.

In seiner schon erwähnten Arbeit über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere meint SEMPER, dass die Kiemengänge und Kiemenspalten der Wirbelthiere sich in Bezug auf ihre Lage denen der Sabelliden aufs engste anschließen. Seine Annahme beruht auf einer äußerst kurzen Schilderung einer *Sabella*-Kieme, welche aber für seine Zwecke vollkommen ausreichen soll. Er sagt nämlich: »Dort wo diese [nämlich der Kiemenfühlerlappen] in die Knorpelstrahlen übergeht, treten zwischen den letzteren verschiedene große, den Kopfumfang einnehmende

Digitized by Google

Hohlräume auf, welche sich zuerst auf der Cardialseite, nahe der Mittellinie nach außen hin öffnen. Das Epithel dieser Hohlräume, welche nach vorn direct in die Spalten oder Furchen zwischen den Kiemenstrahlen übergehen, wimpert stark. Mit ihnen verbindet sich ein System gleichfalls wimpernder, bald mehr, bald minder stark verästelter spaltförmiger Canäle, welche sich jederseits in jeder Körperhälfte zu einem ganz gegen den Schlund zustrebenden Canal vereinigen. Dieser letztere ist geradezu ein Abschnitt des Kopfdarmes, welcher sich auf der Neuralseite nach außen im Munde öffnet. Der Mund liegt also auch bei dieser Anneliden-gattung an seiner normalen Stelle an der Neuralseite; der Schlund theilt sich in zwei Kiemengänge, diese wieder in zahlreiche Nebenkiemengänge; die letzteren setzen sich an die peripherischen Kiemensäcke und öffnen sich zuerst an der Cardialseite in echte Kiemenspalten; der ganze Apparat ist endlich gestützt durch einen stark entwickelten knorpligen Kiemenkorb.«

Diese kurze Schilderung ist, abgesehen von der schematischen Abbildung, die ihr beigefügt wird, nicht ganz richtig. Wir wissen nach meiner Beschreibung, dass zwischen den Fühlerfäden kleine seichte Höhlungen vorhanden sind, welche von dem Körperepithel — und nicht von Flimmerepithel, wie Semper angiebt — ausgekleidet werden. Die Flimmerrinnen der Fäden laufen neben diesen Höhlungen vorbei, gerade auf die innere Fläche des Lappens zu, in die durch die paarige Anordnung der Muskeln hervorgerufenen Falten, welche Semper als bald mehr, bald minder stark verästelte spaltförmige Canäle bezeichnet. Die Höhlungen nimmt er als Kiemensäcke, ihre Öffnungen als Kiemenspalten, die erwähnten Falten als Kiemengänge in Anspruch, welche den eigentlichen Kiemenspalten und Kiemenbogen der Wirbelthiere zu vergleichen wären. Schon der Nachweis, dass die Canäle nie mit den Höhlungen in Verbindung stehen, und dass letztere mit Körperepithel ausgekleidet sind, genügt, um diesen Vermuthungen eine geringe morphologische Bedeutung zuzuerkennen. Die zwei sogenannten seitlichen Kiemengänge entstehen durch die Abschnürung der Lappen vom Kopfe. Wir haben es hier nur mit Faltenbildungen und Zwischenhöhlen zu thun, welche die Bildung der Lappen und Fäden bezwecken.

Aber auch mit Bezug auf den Ort ihres Auftretens soll die *Sabella*-Kieme Übereinstimmungen mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere

Digitized by Google

verrathen, denn sie sollen sich an der Cardialseite und zu den beiden Seiten des Kopfes öffnen. Allerdings sitzen die Lappen, von welchen aus die Fäden gebildet werden, weniger an der Cardialseite als an den Seitentheilen des Kopfes, aber die Höhlungen oder Kiemenspalten liegen halbkreisförmig oder spiralig um den Mund, so dass manchmal deren fünfzig in der ganzen Peripherie des Kopflappens sich öffnen. Es fragt sich wohl auch, in wie fern SEMPER die Kiemenfühler als Kiemenkorb bezeichnet. Das Argument dafür giebt er im folgenden Satze: »Wesentlich ist eben für einen Kiemenkorb die Ausmündung symmetrischer Anhangsorgane des Schlundes in einer oder mehreren Kiemenspaltenpaaren auf der Cardialseite oder an den Seiten des Kopfes; dies ist aber auch der Typus im Bau des hier nur kurz beschriebenen Kiemenkorbes der *Sabella*.« Obwohl SEMPER den Ursprung des Epithels der inneren Fläche nicht nachgewiesen hat, welches nach meinen Untersuchungen wahrscheinlich dem Ectoderm angehört, so kann diese Definition durchaus nicht ausreichen, da die Lagerungsverhältnisse von jenen der Wirbelthiere sehr abweichen. Doch glaubt SEMPER dieses Hindernis mit folgender Annahme überwinden zu können: »Denkt man sich den Halskragen der Sabelliden weit nach vorn über den Kopf hin vorgezogen, so würden diese äußeren Öffnungen des Kiemenkorbes sich genau wie bei Knochenfischen in eine von der Hautduplicatur gebildete äußere Kiemenhöhle öffnen.«

Durch dieselben Vermuthungen suchten einst VAN BENEDEN und GEGENBAUR die Fühler der Bryozoen mit dem Athemsack der Tunicaten zu verknüpfen. Es heißt in den Grundrissen zur vergleichenden Anatomie von GEGENBAUR auf p. 251:

»In der That könnte man sich die Einrichtungen der Tunicaten von jenen der Bryozoen ableiten. Denkt man sich nämlich die freien Tentakel eines Bryozoon durch Querverbindungen unter einander verwachsen, so dass nur spaltartige Öffnungen zwischen den einzelnen bestehen, und stellt man sich ferner vor, dass die allgemeine Körperhülle über diese Gerüste bis zum vorderen Ende sich fortsetze, so erhält man eine Athemhöhle, die jener der Ascidien entspricht.« »Eine derartige Vergleichung, die ich selbst früher vertrat, muss ich jedoch jetzt für eine irrige erklären. Sie setzt nämlich Vorgänge voraus, die nicht nur nicht nachgewiesen sind,

Digitized by Google

sondern sogar den Bildungsvorgängen bei der Entstehung der Athemhöhle geradezu widersprechen.«

Diesen von GEGENBAUR schon vor 25 Jahren zurückgewiesenen Vergleich sucht SEMPER wieder aufzunehmen, ohne im geringsten die Bildungsvorgänge der Athemhöhle in Betracht zu ziehen. Soll überhaupt ein Vergleich mit Wirbelthieren gerechtfertigt sein, so müssen die Kiemenspalten von außen her in Canäle leiten, welche in den Schlund führen; jedoch, wie ich schon erwähnt habe, setzen sich die Canäle am Lappen in die Flimmergruben der Fäden fort, ohne mit den Höhlungen oder Kiemensäcken in Verbindung zu kommen.

Es sei noch erwähnt, dass die Kiemenspalten bei den Wirbelthieren am Halse, also hinter dem Vorderende des Gehirns und des Mundes angelegt sind, während sie, selbst wenn der Halskragen nach oben zu in eine Hautduplicatur übergegangen wäre, immer vor dieselbe zu liegen kommen würden. Diese Verhältnisse zieht aber SEMPER kaum in Betracht, sondern erwähnt nur, dass das Schlundganglion bei den Anneliden an kein bestimmtes Segment gebunden ist.

Eine andere Vermuthung von SEMPER, die Annahme nämlich, dass die Kiemen der Sabelliden nur ein metamorphosirter, hervorgestülpter Annelidenschlundkopf seien, ist allein durch das Fehlen des Vagus nicht zu bestätigen, vielmehr kann diese Frage nur durch die bis jetzt völlig unbekannte Entwicklung der Kiemenfühler bestätigt werden. Doch sprechen weder die bekannten morphologischen noch physiologischen Eigenthümlichkeiten dafür.

Während die Kiemen der Fische ausschließlich zur Athmung eingerichtet sind, vollführen die Kiemen der Serpulaceen verschiedene Functionen.

DOHRN hebt in seiner schon erwähnten Arbeit mit Recht hervor: »Das, was die Kieme zur Kieme macht, ist ein Blutgefäß, — keine noch so verzwickte Falten- oder Fadenbildung des Ectoderms oder des Darms ist dadurch allein eine Kieme. Von Hause aus mag sowohl die ganze Haut eines Thieres oder auch der ganze Darm respirirend sein: das mag man halten wie man will. Localisirte Athmung ist aber vor allen Dingen an Blutgefäße gebunden, welche durch irgend eine Veranstaltung in möglichst unmittelbaren Contact mit Wasser zu gerathen haben. Wo dieser Contact am leichtesten zu haben ist, da wird eine Kieme entstehen, d. h. es wird ein Blut-

Digitized by Google

strom die Körperwandung, oder die Darmwandung, oder irgend welche andere Canalwand, welche respirables Wasser enthält, vor sich her schieben, um von allen Seiten dem Gasaustausch vorzuarbeiten.«

In diesem Sinne müssen wohl auch die Fühler der Serpulaceen als Kiemen bezeichnet und als den Kiemen der Fische analoge Organe betrachtet werden. Doch können sie das Wort Kieme nur theilweise beanspruchen, da nur der innerste Theil der Fäden sich dazu entwickelt hat. Der innere schmale Saum mit den zahlreichen Fiederchen vergrößert wohl die athmende Fläche, jedoch kann durch diese Einrichtung sowohl Wasser wie Nahrung herbeigeschafft werden. Das unvollkommen angeordnete Gefäß, welches das Blut in die und aus den Kiemen schafft, bezweckt auch die Ernährung der dortigen gut entwickelten Gewebe. Das gänzliche Fehlen von Capillarnetzen und zurückführenden Gefäßen stellt die dort stattfindende Athmung sehr niedrig. Betrachten wir ferner die Anordnung der Fiederchen, welche bei dem ausgebreiteten Kiemenfühler immer als Anhänge gegen die Mittellinie des Trichters gerichtet sind, um einen Wirbel zu erzielen, der frisches Wasser dem Darm zuführt, so können wir diesen Theil der Fühlerkieme auch als einen die Darmathmung fördernden Nebenapparat betrachten. Durch diese Kiemenfühler wird sich aber das Thier ein Bewusstsein von der Umgebung verschaffen, theils durch die in ihrer Epidermis vorhandenen Nerven, theils durch die Augen, die dort manchmal sehr verschwenderisch angebracht sind. Ihrem Sitze und ihrer Structur nach müssen sie als Fühler aufgefasst werden, welche durch die Verrichtung mehrerer Functionen complicirter als die gewöhnlichen gebaut sind, und durch eine Vergrößerung der athmenden Hautfläche auch die Respiration befördern, theils direct, theils indirect, durch Zufuhr von frischem Wasser zu dem Darmcanale. Aus diesen Gründen möchte ich sie lieber Kiemenfühler als einfach Kiemen oder Kiemenkörbe nennen.

Außer allen diesen erwähnten Einrichtungen kommen bei den Serpulen noch Nebenapparate vor, welche den Kiemenfühlern theils Schutz geben, theils sie vor einer eventuellen Trockenlegung eine Zeit hindurch bewahren. Der erste Kiemenfaden entwickelt sich zu dem schon beschriebenen Deckel, welcher dem Kiemendach der Crustaceen oder dem Kiemendeckel der Fische analog sein dürfte.

Wir können daher die Kiemen der Vertebraten und die Kiemenfühler der Serpulaceen weder als homologe noch als ganz analoge Organe betrachten und müssen alle Möglichkeiten, welche von Semper und Löwe zur Bestätigung einer Homologie herangezogen wurden, als

Digitized by Google

unbewiesene und ganz unwahrscheinliche fallen lassen. Beiderlei Organe sind verschiedenen Ursprungs und haben kein nachgewiesenes morphologisches Moment gemein.

Es wäre doch bedenklich, einen zweckentsprechend modificirten Fühler mit den complicirt gebauten Vertebratenkiemen wegen scheinbar vorhandener geringer Ähnlichkeit im Bau zu homologisiren!

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Fig. 1—3. Querschnitte durch Kopf und Kiemenfühlerlappen einer *Serpula contortuplicata*.

C Cuticula,
hp Hypodermis,
rm Ringmuskelschicht,
dlm dorsale Längsmuskeln,
vlm ventrale Längsmuskeln,
o.s.g oberes Schlundganglion,
dm diagonale Muskeln,
kp knorplige Platte,
t.d Ausführungsgang der tubiparen Drüsen,
m.h Mundhöhle,
f, e, k, ei fingerförmige Endigungen der Kopfeinstülpung,
n Nerv,
k.h Kiemenvenen,
k.s Höhlungen zwischen den Fäden, welche SEMPER als Kiemensäcke bezeichnete,
k.ei die vom Kopfe ausgehende Einbuchtung,
ei seitliche Einschnürung, welche zum Abheben des Lappens vom Kopfe dient,
vs Verbindungsstück,
me Mundepithel, besser Sinnesepithel.

Fig. 4 und 5. Querschnitte durch den Kiemenfühlerlappen von *Protula intestinum*.
g Kiemenvene,

Fig. 6. Querschnitt durch einen Theil des Kiemenfühlerlappens von *Serpula contortuplicata*, wo sich die Fäden gerade differenziren.

Fig. 7—10. Querschnitte durch Kiemenfäden verschiedener Serpulen.

Fig. 11. Längs- und Querschnitt des Kiemenfiederchen einer *Serpula*.

Fig. 12. Hypodermiszellen des Lappens der Serpulen, nach Schnitten isolirt.

Fig. 13. Dieselben von den Fäden, auch nach Schnitten isolirt.

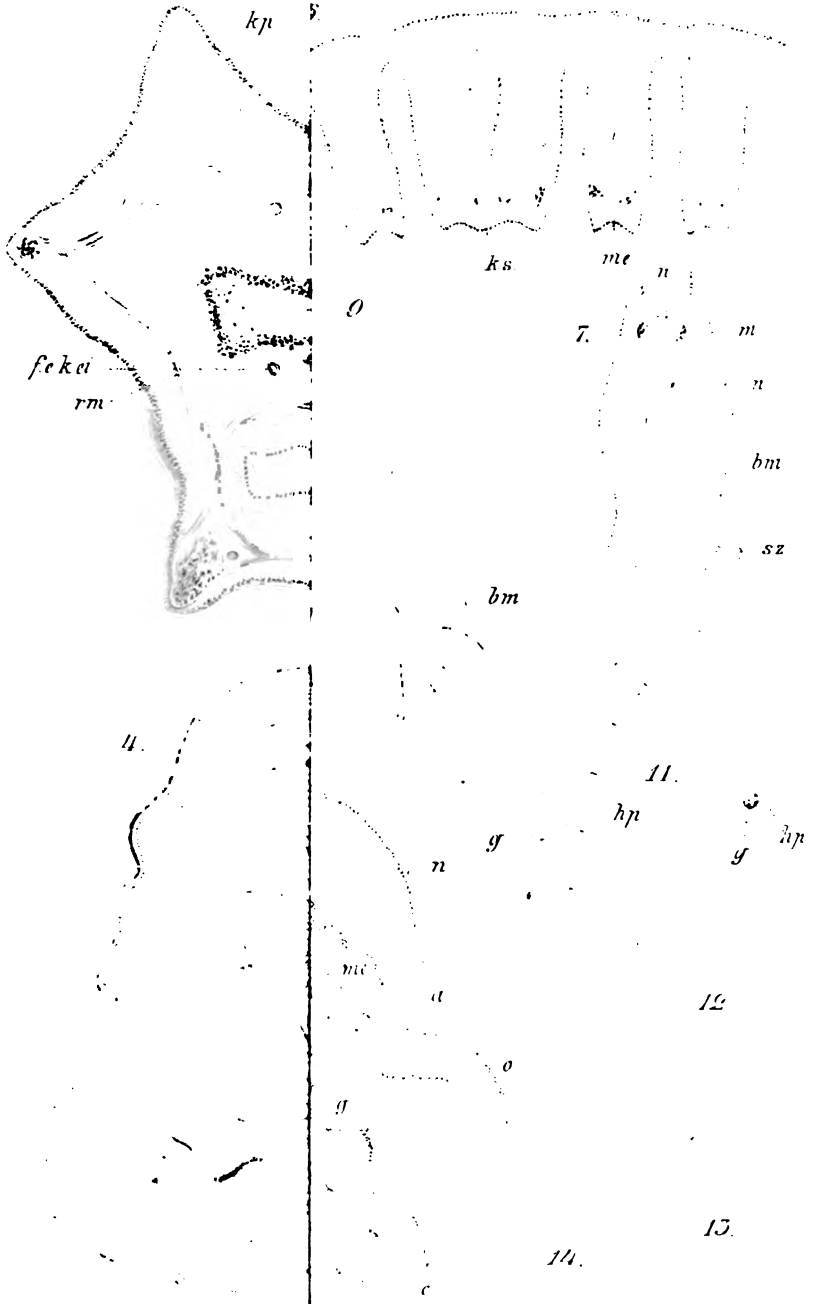
Fig. 14. Flimmerzellen der Fiederchen nach Schnitten.

Digitized by Google

Tafel 13.

Fig. 15. Zwischenzellen der Hypodermis der Fäden.
Fig. 16 und 17. Cuticula der seitlichen Zellsäule.
Fig. 18. Isolirte Zellen der seitlichen Zellsäule.
Fig. 19. Optischer Querschnitt durch die Zellsäule.
Fig. 20. Die von der Basementmembran gebildeten Hohlräume, in denen die Zellen der sog. seitlichen Zellsäule sich befinden.
Fig. 21. Längsschnitt durch den Trichter des Deckels von *Serpula contortuplicata*.
ga Gefäßampullen.
Fig. 22—24. Querschnitte durch den Stiel derselben.
Fig. 25. Querschnitt durch den Trichter des Deckels derselben.
Fig. 26. Längsschnitt durch den gestielten Deckel von *Eupomatus uncinnatus*.
Fig. 27. Querschnitt durch den obersten Theil derselben.
Fig. 28. Längsschnitt durch den Deckel von *Vermilia infundibulum*.
m Stielmuskel,
lr Wasserräume.
Fig. 29. Gestielter Deckel von *Apomatus*.
Fig. 30. Längsschnitt des Deckelstieles in der Nähe des Kiemenlappens der *Serpula contortuplicata*.
c.k Körner in der Cuticula,
n.e Nervencomplex.
Fig. 31. Querschnitt durch den Bodentheil des Trichters von *Serpula*.
Fig. 32. Bindegewebe im Trichter der Serpulen.
Fig. 33. Bindegewebskapsel um das Gefäß des Deckels.
Fig. 34. Bindegewebe im Stiele.
Fig. 35. Querschnitt durch den Kopflappen von *Branchiomma Köllikeri*.
kg Knorpelgerüst,
p Periost-Basementmembran,
g Kiemenvene.
Fig. 36. Querschnitt durch den untersten Theil der Kiemenfäden desselben Thieres.
Fig. 37. Querschnitt durch die Mitte des Fadens.
Fig. 38. Einzelne knorpelähnliche Zellen.
Fig. 39. Eine derselben stark vergrößert.
Fig. 40. Knorpelzellstab im Fiederchen mit Periost.
Fig. 41. Längsschnitt durch den Faden, stark vergrößert.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Zur Histologie der Siphonophoren.

Von

Dr. A. Korotneff

in Moskau.

Mit Tafel 14—19 und 9 Holzschnitten.

Die feinere Structur der Siphonophoren ist bis jetzt sehr wenig bekannt, und desswegen scheint der Ursprung der außerordentlichen Empfindlichkeit, welche diesen Formen gemein ist, sehr wenig begreiflich. Mein Ziel war es vor Allem, diese Erscheinung zu erklären und dabei die anatomischen Verhältnisse, welche diese Empfindlichkeit verursachen, ins Licht zu setzen. So gelangte ich zur Entdeckung eines ziemlich complicirten Nervensystems und seiner histogenetischen Beziehung zu den anderen Geweben. Selbstverständlich konnte ich hierbei nicht stehen bleiben, sondern dehnte meine Untersuchungen allmählich auch auf die anderen Organe des Siphonophorenorganismus aus.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zoologischen Station zu Neapel im Laufe des Winters 1882—1883 ausgeführt; ich benutze diese Gelegenheit, um der genannten Anstalt für die wissenschaftliche Unterstützung, die ich dabei fand, meinen herzlichen Dank abzustatten.

Der Stamm.

Der wichtigste und bedeutendste Theil eines Siphonophorenorganismus ist gewiss der Stamm; dies gilt auch von der feineren Structur desselben. Gleichwohl sind unsere Kenntnisse in dieser Frage noch sehr lückenhaft.

Ohne mich eingehend mit der Frage nach den äußeren Merkmalen des Stammes zu beschäftigen, erwähne ich kurz die Eigenthümlich-

Digitized by Google

keiten, die von LEUCKART[1] und CLAUS[2] so ausführlich und sorgfältig beschrieben wurden. Jeder Siphonophorenstamm erfährt eine sehr ausgesprochene Spiraldrehung, welche nach den Arten verschieden sein kann; größtentheils ist die Spirale linksgewunden (*Halistemma*, *Forskalia*, *Agalma*); diese Spirale kann auch in dem Schwimmglockenabschnitte eine umgekehrte Drehung erhalten. Der Länge des Stammes entlang befinden sich besondere Befestigungspunkte für die verschiedenen Organe, welche reihenweise oder in Gruppen angeordnet sind. Die Organe gehören der von allen Autoren als ventral bezeichneten Seite des Stammes an, die gegenüber liegende wird also die dorsale sein.

Was die Histologie des Stammes angeht, so unterscheidet man folgende Structuren. Unterhalb des Ectodermepithels befindet sich eine Schicht von querverlaufenden Muskelfasern, welche aber stets dünn sind und im Zusammenhange mit dem Epithel bleiben. Tiefer folgt eine starke Lage von Längsmuskelbändern, welche die außerordentliche Contractilität des Stammes ermöglicht. Diese Bänder schmiegen sich den Seitenflächen besonderer radialer Blätter, die als hyaline Leisten der im Grunde des Ectoderms liegenden Stützlamelle anzusehen sind, dicht an; diese Blätter, d. h. die Stützleisten mit den Muskeln, werde ich der Kürze halber einfach als Muskelsepten bezeichnen. An der Innenseite der Stützlamelle breitet sich eine Schicht von feinen Ringmuskelfasern aus, welche dem einschichtigen Entoderm angehören. An der Ventralseite bildet die hyaline Stützlamelle eine wulstförmige Verdickung, welche Knospen und verschiedene Organe trägt. Der beschriebene Typus findet sich jedoch nicht bei allen Siphonophoren, weil er nach seinen Besonderheiten schon ein sehr entwickeltes histologisches Schema darbietet. Größtentheils haben die Siphonophoren eine viel einfachere Structur, die sich direct an diejenige der Hydroiden anschließt.

Ich werde aber zunächst eine genetisch hochstehende Form analysiren, um nachher den Weg der genetischen Entstehung und anatomischen Vervollständigung zu bezeichnen, und werde zugleich die verschiedenen Abweichungen von diesem hochstehenden Typus erwähnen. Ehe ich indessen diese complicirten Verhältnisse, wie man sie z. B. bei *Halistemma rubrum* vorfindet, beschreibe, deute ich kurz die Eigenthümlichkeiten an, die sich auf Stammquerschnitten von verschiedenen Siphonophoren darbieten. Wenn wir nämlich Schnitte von *Praya diphyes*,

[1] LEUCKART, Zoologische Untersuchungen I. Heft. Siphonophoren. 1853.
[2] CLAUS, Über *Halistemma tergestinum*. Wien 1878.

Digitized by Google

Apolemia uvaria, *Halistemma rubrum* und *Forskalia ophiura* vergleichen, so werden wir sehen, dass bei der ersten Form fast kein Unterschied zwischen der Ventral- und Dorsalfläche existirt (Taf. 14 Fig. 6): es giebt hier keine wulstförmige Verdickung, welche die Ventralseite charakterisirt. Das einzige Merkmal ist hier darin zu sehen, dass der innere Stammcanal nur etwas, aber ganz unbedeutend, näher der Ventralseite verläuft. Nur allemal dort, wo die verschiedenen Organe von der Ventralseite abgehen, wird die Ventralwand dünn und lamellenartig. Dieser Typus schmiegt sich am nächsten den Hydroiden an. Wenn wir eine *Myriothela*[1] im Querschnitte ansehen, so finden wir ganz eben solche Muskelsepten, wie bei einer typischen Siphonophore; die Organe sind hier aber nicht nur an einer Seite des Körpers angebracht; desswegen sind hier alle Seiten gleich, auch liegt der innere Canal ganz central, ohne sich in der Richtung des Schwerpunktes (Anheftungsstelle der Organe) zu verlagern.

Die zweite Stufe der genetischen Veränderung, wo der Hydroidentypus bedeutend metamorphosirt ist, werden wir bei *Apolemia uvaria* vorfinden. Was diese Form betrifft, so lesen wir bei Claus[2] Folgendes: »Da wo am langgestreckten Stamme, wie bei *Apolemia uvaria*, die Anhänge büschelweise zusammengedrängt entspringen und von den benachbarten Anhangsgruppen durch lange nackte Internodien des Stammes geschieden sind, scheint an diesem letzteren der ventrale Wulst solid zu bleiben und der Gefäßausstülpungen des Reproductionscanales innerhalb der verdickten Skelettsubstanz zu entbehren.« Obwohl die krausenartigen Ausstülpungen, die Claus Gefäßausstülpungen nennt, von diesem Forscher geleugnet werden, so kommen sie doch vor, aber immer an dem Orte, wo sich die Organbüschel befinden; in den Internodien sind sie nicht zu sehen. Hier macht sich jedoch ein Unterschied zwischen der Ventral- und Dorsalfläche geltend (Taf. 14 Fig. 9); nämlich ganz an der Ventrallinie befindet sich ein zungenförmiger Vorsprung, der sich im Großen und Ganzen als eine Crista, die längs der Ventrallinie verläuft, darstellt. Auf Querschnitten zeigt sich diese Crista als eine hyaline Verdickung, die eine directe Fortsetzung der Stützlamelle ist; sie liegt in einer Ektodermfalte. Der innere Stammcanal (Reproductionscanal, Claus) ist der Ventralseite genähert. Der Ventralcrista gegenüber liegend kommt ein Längseinschnitt vor, der bis an die Stütz-

[1] A. Korotneff, Versuch einer vergleichenden Beschreibung der Coelenteraten. Nachr. Gesellsch. Freunde der Naturwissenschaft etc. Moskau (russisch). Bd. XXXVII, Suppl. 2. 1880.

[2] Claus, l. c. p. 13.

Digitized by Google

lamelle reicht und bei Betrachtung der ganzen Siphonophore als eine zarte Dorsallinie hervortritt; die wichtige Bedeutung dieses Dorsaleinschnittes soll später hervorgehoben und seine Beziehung zum Nervensystem gezeigt werden. *Apolemia uvaria* weicht in ihrem Baue also schon ziemlich von den Hydroiden ab und bildet einen directen Übergang zu dem wahren Siphonophorentypus, dessen höchste Entwicklungsstufe wir am klarsten bei *Halistemma rubrum* sehen. Bei dieser Form sind die Verhältnisse der Dorsal- zu der Ventralseite ganz dem ähnlich, was wir der CLAUS'schen Beschreibung der verwandten *Halistemma tergestinum* (*pictum*, METSCHNIKOFF [1]) entnehmen können. Hier liegt der Stammescanal ganz ventral und entsendet, wie CLAUS sagt, »weite gefäßartige Nebenräume, welche wiederum nach der Peripherie engere Abzweigungen entsenden und durch diese mit dem oberflächlichen Ectodermbelag fast in Berührung treten« (l. c. p. 12).

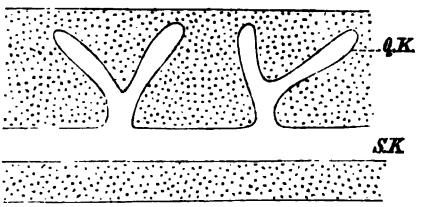
Als eine sehr abweichende Form ist *Forskalia ophiura* zu erwähnen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung sieht der Stamm anders aus: er ist keine cylindrische Bildung, sondern ein abgeflachtes dickes Band mit elliptischem Querschnitte, dessen beide Durchmesser sich etwa wie 2 : 5 verhalten (Taf. 14 Fig. 4). Ventral und dorsal sind am Stamme besondere Längsvorsprünge zu sehen. Der ventrale Vorsprung ist die schon erwähnte krausenartige Membran, die eine ununterbrochene Reihe von Organen trägt; letztere bilden bei der engen Spirale des Stammes eine dichte Bedeckung desselben. Der Stammescanal liegt ganz ventral und giebt nicht nur Abzweigungen (Gefäßausstülpungen) ab, wie wir es bei *Halistemma* gesehen haben, sondern nimmt selbst Antheil an der Ausbildung des ventralen Vorsprunges des Stammes. Der dorsale Vorsprung ist eine besondere Anschwellung, die längs der ganzen Colonie verläuft, auf beiden Seiten rinnenartig begrenzt ist und die Anlage des Centralnervensystems beherbergt. Wenn wir einen Längsschnitt durch den Stamm parallel zur Längsachse und der Ventralfläche machen, so bekommen wir ein Bild der inneren Structur; wir erblicken nämlich (Taf. 14 Fig. 3) Querschnitte besonderer Canäle (*QK*), welche quere Abzweigungen des Hauptcanales des Stammes sind, sich nach der dor-

[1] METSCHNIKOFF in: Nachrichten Gesellsch. Freunde der Naturwiss. etc. (russisch). Moskau. T. VIII. Die von CLAUS vermuthete Identität seines *H. tergestinum* mit dem von METSCHNIKOFF beschriebenen *H. pictum* kann ich völlig bestätigen. Als gleiche und ganz charakteristische Merkmale in beiden Fällen erwähne ich das Involucrum am Nesselfaden und die Zerstreuung des rothbraunen Pigments am Grunde verschiedener Organe. Was aber METSCHNIKOFF als sehr eigenthümlich für *H. pictum* hält, erwähnt CLAUS nicht; ich meine das Vorhandensein von besonderen Excretionsöffnungen an der Spitze der Taster.

Digitized by Google

salen Anschwellung wenden und hier blind endigen (Fig. 4). Diese wahrscheinlich als Nährcanäle anzusehenden Bildungen lassen sich nach dem Volumen in große und kleine unterscheiden und vertheilen sich ganz regelmäßig (Taf. 14 Fig. 3 *QK* und *qk*). Auf einen großen Canal folgen 7 oder 8 kleine. Diese Anordnung verursacht eine vollständige Segmentirung des Stammes. Diese spricht sich übrigens auch in der Beschaffenheit der benachbarten Theile klar aus: jedem großen Canale entspricht eine helle Zone, die sich quer durch den ganzen Schnitt hinzieht und die Grenze eines Segmentes andeutet. Von außen ist diese Segmentirung vermittels besonderer Querstreifen, welche von den rinnenartigen Längsvertiefungen des Stammes (Taf. 14 Fig. 4 *za*) bis zum ventralen Vorsprung verlaufen, angedeutet. Die Quercanäle, die wir bei *Forskalia ophiura* beschrieben haben, kommen auch bei anderen Species dieser Art vor; so sind z. B. bei einer jungen *Forskalia*, die ich nicht näher bestimmen konnte, ganz eigenthümliche Quercanäle zu finden (s. Fig. 1). Von dem Hauptcanal verlaufen hier gabelförmige Auswüchse, welche den Quercanälen der *F. ophiura* gewiss analog sind. Obschon das Lumen dieser Canäle ganz constant ist, so können sie sich in Folge der Muskelcontractilität verengern und sogar auf kurze Zeit ganz verschwinden.

Fig. 1.



Vertheilung der Canäle im Stamme einer ganz jungen *Forskalia*. *SK* Stammescanal; *QK* Quercanal.

Wir wenden uns nun zur Analyse der feineren Structur des Stammes. Wegen der außerordentlichen Contractilität desselben ist es schwierig, gute Querschnitte von ihm zu erhalten; es war daher vor Allem nöthig, eine Methode ausfindig zu machen, bei welcher diese Eigenschaft gänzlich beseitigt wird. Ich habe dies in folgender Weise bewirkt. Nachdem die Siphonophore sich völlig beruhigt hat und keine Contraction mehr ausübt, lasse ich auf der Oberfläche des Wassers ein Uhrschälchen mit Chloroform schwimmen und bedecke das ganze Glas mit einer Glocke. Durch die Verdunstung des Chloroforms wird das Thier ganz matt und streckt sich aus; alsdann nimmt man die Glocke ab und übergießt es plötzlich mit einer erhärtenden Flüssigkeit. Als solche habe ich gewöhnlich eine $^1/_2$%ige Lösung von Chromsäure oder eine 1%ige heiße Lösung von Sublimat gebraucht. Letzteres Mittel muss man ganz geschwind über die Siphonophore gießen und dann das Thier möglichst bald in 20—30%igen Alkohol übertragen. Aber auch so

Digitized by Google

gelingt es nur selten, gut erhaltene und erhärtete Präparate zu bekommen. Dies erklärt auch zur Genüge, warum die Structur des Stammes bis jetzt fast gänzlich unbekannt geblieben ist. Gewöhnlich wird angegeben, das Ectoderm sei mehrschichtig, indessen lässt sich nur schwer feststellen, wie viel Schichten es sind. So behauptet Claus für *Halistemma pictum*, das äußere Epithel erzeuge Ringfasern und im Verlaufe der Faserzüge seien kleine ovale Kerne zu finden. Für *H. rubrum* ist diese Beschreibung nicht besonders richtig, denn an feinen Querschnitten, auf denen das Ectoderm nicht zusammengeschrumpft ist, tritt uns nur eine einzige Epithelialschicht (Taf. 14 Fig. 1 *ep*) entgegen, die aus Zellen mit verlängerten Kernen besteht. An einem Flächenpräparat sind diese Zellen in die Quere stark verlängert, was ihnen ein faseriges Aussehen giebt. Aber nur in der Form sind diese Zellen faserig; sie schließen keine echten, glänzenden Fibrillen ein, wie es bei den wahren Epithelialmuskelzellen der Fall ist. Am besten sind die Eigenthümlichkeiten dieser Zellen an *Forskalia* zu sehen (Taf. 14 Fig. 7). Hier erscheinen sie als spindelförmig verlängerte Bildungen. In ihrer erweiterten Mitte ist ein ovaler Kern zu sehen; die faserförmigen Enden der Zelle bilden eine unter dem Epithel liegende Schicht. Ob diese faserähnlichen Zellen als quere Muskelfasern functioniren, kann ich nicht bestimmt sagen, es kann wohl aber sein.

Als Gerüst oder Skelett dient für den ganzen Stamm die Stützlamelle, welche, wie bekannt, Ectoderm und Entoderm scheidet. Sie giebt radiale, schmale Leisten ab, die sich vom Centrum aus zur Peripherie richten. Bei *Praya* (Taf. 14 Fig. 6) und *Apolemia* (Taf. 14 Fig. 9) sind die Leisten dorsal und ventral fast gleich groß, bei *Halistemma* sehen wir dagegen schon ein ganz anderes Bild: dorsal sind sie hoch und nehmen fast die Hälfte eines ganzen Querschnittes ein, ventral werden sie immer niedriger und verlieren sich nach der krausenartigen Membran zu gänzlich. Bei allen diesen Formen entspringen die Leisten von der Stützlamelle, welche den Stammcanal einschließt, bei *Forskalia* reicht hingegen die Stützlamelle nicht nur um den inneren Canal, sondern auch um die Quercanäle (Taf. 14 Fig. 3), welche gänzlich in ihr eingeschlossen sind. Dabei bildet sie eine gemeinsame Scheidewand, die sich vom Stammescanal in der Richtung der dorsalen Anschwellung hinzieht (Taf. 14 Fig. 4). Von dieser hyalinen Scheidewand gehen Leisten ab; dorsal sind diese am kleinsten und werden lateral höher, um ventral wieder ganz niedrig zu werden. Claus hat vollständig Recht, wenn er sagt, dass die Länge der Leisten der Contractionsstufe der Siphonophore entspricht; ist also das Thier zusammengezogen, so sind

Digitized by Google

die Leisten viel höher und breiter als im gewöhnlichen Zustande. Die Stützlamelle wird jederseits (auf dem Querschnitte) von einer Reihe rundlich-ovaler Körperchen bedeckt — es sind quergeschnittene Längsmuskeln. Die ganze Bildung hat ein federförmiges Aussehen und ist am besten als ein Muskelseptum zu bezeichnen. Im gewöhnlichen Zustande erscheinen die Längsmuskeln als unregelmäßige hyaline Faden, die nicht überall gleich dick sind und an ihrer Oberfläche varicöse Anschwellungen darbieten. Längsmuskeln von verschiedenen Siphonophorenarten sind gleich und unterscheiden sich nur nach ihrer Breite, was in gewissem Grade auch von der Contraction herrühren kann. Claus hat vergeblich Kerne oder auch nur Reste von ihnen an den Längsmuskeln gesucht und ist geneigt Anschwellungen der Muskelfasern als solche anzusehen; aber diese Anschwellungen sind der Substanz nach von den Fasern (Fibrillen) selbst gar nicht verschieden und daher keine Kerne.

Was an der ganzen Structur des Stammes oder besser des ganzen Siphonophorenleibes am sonderbarsten ist, das sind die Zellelemente, die zwischen den äußeren Enden der Muskelsepten vorkommen und gerade dem äußeren Epithel anliegen. Ich meine die ganz eigenthümlichen conischen Zellen (Fig 1 *nm*) mit ihren centripetalen außerordentlich langen Ausläufern, die man oft bis an die Stützlamelle des Stammescanales verfolgen kann. Die Zelle selbst schließt einen ziemlich großen Kern ein, und ihre an Zahl nicht constanten Ausläufer können, obwohl sie sich ganz deutlich von den benachbarten Geweben unterscheiden und stark lichtbrechend sind, nicht Fibrillen im Sinne der echten Muskelfibrillen genannt werden. Um die Beziehung dieser conischen Zellen einerseits zu den Muskelsepten, anderseits zu den Epithelialzellen gut zu begreifen, vergleiche man Taf. 14 Fig. 1 und Taf. 15 Fig. 16. In jener sehen wir, dass jedem Raume zwischen zwei benachbarten Muskelsepten eine einzige Zelle entspricht; diese dominirt alle Muskelfibrillen der zwei gegen einander gekehrten Muskelsepten. An Taf. 15 Fig. 16 ist zu bemerken, dass auf einem Grunde von verlängerten Epithelialzellen in gleichen Abständen längliche Zellen reihenweise sitzen, wobei der Abstand zwischen zwei Reihen genau der Dicke eines Muskelseptum entspricht. Es fragt sich nun, wohin gehen die Ausläufer der conischen Zellen, wie endigen sie, sind sie überhaupt mit den benachbarten Geweben vereinigt? Nach langwierigem und mühsamem Zerzupfen gelang es mir zu sehen, dass die Ausläufer der Zellen in inniger Beziehung zu den Längsmuskelfibrillen stehen. Jede endet nämlich unmittelbar an einer Fibrille (Taf. 14 Fig. 13)

Digitized by Google

und an der Berührungsstelle ist ein Häufchen grobkörniges Plasma vorhanden; an derselben Abbildung kann man sich auch davon überzeugen, dass die Ausläufer sich dichotomisch verzweigen können. Dabei hebe ich noch die Thatsache hervor, dass die Längsmuskelbänder, welche die Stützlamelle bekleiden, in Segmente zerfallen (Taf. 14 Fig. 13), welche denen der Stützlamelle entsprechen. Wir dürfen sogar die Articulationsstellen der Muskelbänder als Anheftungspunkte der Muskelfibrillen an die Stützlamelle betrachten. Bei *Forskalia* liegt die Sache nur unwesentlich anders: die sonderbaren conischen Zellen sind hier auch vorhanden und zwar reichlicher als bei *Halistemma*; sie liegen (Taf. 14 Fig. 5) gerade unter den Zellausläufern des Epithels und bilden eine ununterbrochene Schicht. Ihre Ausläufer sind aber etwas anders vertheilt, als bei *Halistemma*. Man sieht nämlich Zellen, die gerade über den Muskelsepten liegen und in diesem Falle richtet sich ein Theil ihrer Ausläufer auf die eine Seite des Muskelseptum, der Rest auf die andere. Die conische Zelle entspricht hier wahrscheinlich nicht zwei einander zugekehrten Muskelflächen von zwei benachbarten Muskelsepten, wie wir es bei *Halistemma* gesehen haben, sondern einem einzigen ganzen Muskelseptum. Die Ausläufer der conischen Zellen haben bei *Forskalia* dieselben Beziehungen zu den Muskelfibrillen, wie bei *Halistemma*. In der Nähe des ventralen, krausenartigen Vorsprunges des Stammes verschwinden die conischen Zellen und werden durch andere Elemente ersetzt. Es sind verlängerte Zellen (Taf. 15 Fig. 27), die einen beträchtlichen Kern einschließen und mit einer Anschwellung an der Muskelfibrille enden, wie es bei den echten conischen Zellen der Fall ist. Aber was die beiden Arten Elemente unterscheidet, das sind eigene Tasthaare, welche an der freien Oberfläche der zweiten Zellart vorkommen und diese zu Tastzellen stempeln.

Die hervorgehobenen Eigenschaften der conischen Zellen von *Halistemma* und *Forskalia*, so wie ihre Entstehung, die weiter unten aus einander gesetzt werden soll, führen zur Annahme, dass wir es mit metamorphosirten Epithelialmuskelzellen zu thun haben. Ihre Beziehungen aber zu den Muskelfibrillen, ihre nahe Verwandtschaft mit den Tastzellen[1], endlich die Art der Metamorphose, der sie unterworfen sind, beweist uns ganz positiv, dass uns hier wahre Neuromuskelzellen entgegentreten. Ehe ich jedoch die Histogenese berühre, habe ich einer höchst wichtigen Eigenthümlichkeit im Bau von *Forskalia* und *Halistemma* zu erwähnen — es ist die Anlage des Centralnerven-

[1] Siehe unten p. 242 bei *Physophora*.

Digitized by Google

systems, die unser Interesse auch desswegen erregt, weil wir dabei eine allmähliche Concentrirung des peripherischen Nervensystems vorfinden. In der dorsalen Anschwellung des *Forskalia*-Stammes sind am Querschnitte eine oder sogar zwei große Zellen zu sehen (Taf. 14 Fig. 2 *CN*). Bei starker Vergrößerung finden wir oberflächlich eine Schicht von verlängerten Epithelialzellen (*ep*) und unmittelbar darunter zwei große saftige, auf einander gelegene Zellen; die untere giebt plasmatische kurze Auswüchse zu den benachbarten Muskelfasern ab. In der Nachbarschaft kommen aber auch conische Neuromuskelzellen vor (*nm*). Von der Oberfläche gesehen erscheint, wenn die Epithelialschicht und die an beiden Seiten liegenden Muskelfibrillen abgenommen sind, die Sache so (Taf. 15 Fig. 19): längs der Dorsallinie befinden sich große, aber platte und der Zeichnung nach gekrümmte Zellen, mit seitlichen feinen pseudopodienähnlichen Faden zu den Muskeln. Diese Zellen sind dem Querdurchmesser des Stammes parallel angeordnet und werden hierin nur an bestimmten, regelmäßigen Stellen von den schon oben erwähnten Quercanälen (*QK*) unterbrochen.

Es ist also in der Anordnung auch dieser Zellen eine eigenartige Regelmäßigkeit, die auf eine Segmentirung hinweist, zu sehen. Eine ganz ähnliche Bildung habe ich bei *Halistemma rubrum* beobachtet. Hier sind ebenfalls der dorsalen Linie nach große ovale Zellen eingelagert (Taf. 15 Fig. 20), die unmittelbar unter dem Epithel liegen; oft trifft man zwei von ihnen an einander gelegen. Ihre Ausläufer sind auch fein und pseudopodienähnlich. Weiter unten werden wir noch lernen, dass diese großen Zellen sich den conischen gleich entwickeln: es sind auch Neuromuskelzellen, die aber ein besonderes Centralsystem, das als eine Anlage des Centralnervensystems aufzufassen ist, bilden. Es entsteht also jetzt die Frage: wesswegen unterscheidet sich das Centralnervensystem von dem peripherischen, wenn sowohl die Entstehung als die Beziehung zu den benachbarten Geweben die gleiche ist? Dieses Räthsel lässt sich vielleicht ganz mechanisch lösen: jene peripherischen Zellen ziehen sich in ungeheuer lange Ausläufer aus, welche den eigentlichen Zellkörper consumiren; bei der großen Zelle ist es etwas anders: hier bleibt die Zelle erhalten, indem sie nur ganz feine Zweige entsendet.

Eine gute Bestätigung der erörterten Eigenthümlichkeiten im Bau des Stammes kann seine Entwicklung uns geben. Ich habe Zupfpräparate und Querschnitte von ganz jungen *Halistemma* gemacht und dabei Folgendes gesehen (Taf. 15 Fig. 18): Die Muskelfasern sind schon bedeutend entwickelt und von oben mit einer einzigen Schicht Zellen be-

Digitized by Google

deckt. Diese sind, analog denen der Hydroiden, echte Epithelialmuskelzellen, welche die mächtigen Züge von Muskelfibrillen entwickelt haben. Sie sind aber unter sich nicht ganz gleich: die, welche direct über den Muskelsepten liegen, sind von denen, welche auf die Zwischenräume treffen, ganz verschieden; jene nämlich sind platt und haben verlängerte Kerne, diese hingegen sind, obschon sie ebenfalls oberflächlich liegen, conisch, nach unten zu verlängert, haben einen viel größeren Kern und geben zu den Muskelfibrillen Ausläufer ab, die aber klein und unbedeutend sind. Es kann gewiss keinem Zweifel unterliegen, dass diese zweite Zellart ihren Ursprung den benachbarten gewöhnlichen Epithelialmuskelzellen verdankt. An demselben Stamm kann man gut verschiedene Stufen dieser Metamorphose beobachten. Bei der weiteren Entwicklung verlieren die entstehenden conischen Zellen ihre oberflächliche Lage, senken sich in die Tiefe und werden von den benachbarten Epithelialzellen gänzlich bedeckt, wie es an der Zeichnung deutlich zu sehen ist. Ohne Zweifel entspricht dieser ganze Vorgang völlig der typischen, normalen Entstehung der Nervenzellen[1]. Die Anlage des Centralnervensystems an demselben Exemplar stellt eine Anhäufung von Zellen dar (Taf. 15 Fig. 17), die alle gleich groß sind und auf zwei Weisen entstandens ein können: entweder durch Hineindringen, wie das peripherische System, oder durch Vermehrung der bedeckenden Epithelialmuskelzellen. Die Vergrößerung der darunter liegenden Zellen ist schon eine spätere Erscheinung. Auf diese Weise haben wir auf ontogenetischem Wege Principien gewonnen, die wir nun auch phylogenetisch stützen können. Zu diesem Zwecke wollen wir *Praya diphyes* (Taf. 14 Fig. 6) studiren, die wir als eine einfache Siphonophore ansehen dürfen, weil sie, wie gesagt, fast keinen Unterschied zwischen der dorsalen und ventralen Fläche zeigt. Die feinere Structur ihres Ectoderms ist Taf. 14 Fig. 11 etwas schematisch dargestellt. Hiernach besteht dieses nur aus zwei Zellschichten: der Muskel- und der Epithelialschicht; erstere ist, wie gewöhnlich, aus Fibrillen, welche die Stützlamellen bekleiden, zusammengesetzt; zwischen den Fibrillen ist ein feines Plasmanetz zu bemerken, oder mit anderen Worten, die Muskelfasern sind in ein gemeinsames Plasmanetz eingebettet. Dieses kann offenbar nur der darüber befindlichen Reihe Epithelialmuskelzellen angehören. Denn außer ihnen giebt es absolut keine anderen

[1] Am sonderbarsten ist dabei wohl die Thatsache, dass bei der Entwicklung des Centralnervensystems der Insecten (z. B. von *Gryllotalpa*) dieselbe Erscheinung Schritt für Schritt vorkommt: einige Ectodermzellen sinken in die Tiefe und bilden Ganglien, die benachbarten überdecken sie und dienen als Epithelien.

Digitized by Google

Zellelemente im Ectoderm von *Praya diphyes*. Der Typus des Baues ist ganz hydroidenähnlich. Auf Grund dieser Thatsachen müssen wir also annehmen, dass die Epithelialmuskelzellen nur an ihrer freien Oberfläche geschieden sind, an der Basis hingegen eine gemeinsame Plasmamasse ohne Zellgrenzen bilden, in welcher sich die Muskelfibrillen ablagern. Wahrscheinlich ist die äußere Fläche der Stützmembran ganz glatt, und sind die Muskelfibrillen einschichtig angelegt, später aber bilden sich die Auswüchse der Stützmembran (die Stützlamellen) aus, während die Muskelfibrillen, den Stützlamellen folgend, Runzeln erzeugen, was den angehäuften Muskelfibrillen ein mehrschichtiges Aussehen giebt; dabei ist keine Spur von besonderen Centralzellen, wie bei *Forskalia* und *Halistemma*, vorhanden.

Eine weitere Stufe der phylogenetischen Entwicklung werden wir wohl bei *Praya maxima* (Taf. 14 Fig. 10) finden. Auch hier wird das Ectoderm nicht von zwei Zellschichten gebildet, vielmehr unterscheidet man, genau wie bei *Praya diphyes*, nur das äußere Muskelepithel und die mehrschichtige Bildung der Muskelfibrillen. Den folgenden Schritt können wir bei derselben *Praya* jedoch darin sehen, dass die Muskelfibrillen sich anders zu dem Epithel verhalten, indem die Muskelepithelzellen centripetale, bandartige, aus ganz feinen Fasern zusammengesetzte Vorsprünge bilden. Gegen die Ventralfläche hin findet man die Muskelzellen stellenweise von schlanker Form und mit einer Geißel versehen — es sind ganz primitive Tastzellen, die eine nur sehr unbedeutende Metamorphose der eigentlichen Epithelmuskelzellen darstellen.

Das folgende phylogenetische Stadium in der Specialisirung der Gewebe finden wir bei *Apolemia uvaria*. Das Ectoderm besteht hier auch nur aus einer stark entwickelten Schicht von Muskelsepten und einem einschichtigen Muskelepithel. Die Beziehungen der Gewebe aber sind hier etwas complicirter als bei *Praya maxima*. Die Zellen sind zwischen die Muskelfibrillen gesunken (Taf. 14 Fig. 8) in der Art, dass die Fibrillen hier höher als die Zellkerne liegen, was in den früher betrachteten Beispielen nicht der Fall war. An der Basis zerfällt jede Zelle in eine Masse feinerer Fasern, die sich zwischen den Muskelfibrillen zerstreuen. An der Dorsallinie, gerade da wo bei *Forskalia* und *Halistemma* die Centralzellen vorkommen, finden wir eine ganz besondere Bildung: es ist eine in die Dicke des Ectoderms eingreifende Vertiefung (Taf. 14 Fig. 9), die längs des ganzen Stammes verläuft. Innerlich ist diese Spalte von gewöhnlichen Epithelmuskelzellen ausgekleidet: diese aber sind etwas größer geworden, als die oberfläch-

Digitized by Google

lichen Zellen, was leicht dadurch zu erklären ist, dass die ihnen zugehörenden Fibrillen an Zahl weniger sind und ein geringeres Quantum von Zellplasma verbraucht haben. Es ist gewiss kein Zweifel, dass die Vertiefungszellen bei Apolemia identisch oder sogar ganz homolog den Centralnervenzellen von *Forskalia* sind. Hierdurch haben wir eine vollständige Unterstützung für die Ansicht gewonnen, dass die Centralzellen von *Forskalia* veränderte Muskelzellen sind. Wenn die Nervennatur der Spalte von *Apolemia* constatirt ist, so drängt sich uns die Meinung auf, dass diese Längsvertiefung eine homologe Bildung der Nervenrinne der Gliederthiere ist.

Es bleibt mir nun noch übrig, einige Worte der berühmten Theorie von KLEINENBERG über die Neuromuskelzellen von *Hydra* zu widmen. Die Einführung der von ihm gebrauchten Benennung (Neuromuskelzelle) in die vorliegende Arbeit zeigt ohne Weiteres, dass ich principiell mit diesem Forscher einverstanden bin: Muskelzellen, die eine nervöse Function ausüben, sind sicher vorhanden, und als beste Repräsentanten von solchen Elementen sind gewiss die conischen Zellen von *Forskalia* und *Halistemma* anzusehen. Aber dem von KLEINENBERG hierfür in *Hydra* gegebenen Beispiele kann ich nicht beistimmen. Das Ectoderm von *Hydra* besteht, wie ich es früher mehrere Mal wiederholte, aus Epithelmuskelzellen, denen man gewiss nicht Empfindlichkeit absprechen kann. Das will aber nicht heißen, dass wir es desswegen mit einer Nervenzelle zu thun haben: empfindlich ist das Plasma ohne jede Beziehung zu dem specifischen Charakter der Zelle selbst.

Um die Structur des Stammes bei allen den genannten Formen zu beschließen, muss ich noch sagen, dass die Stützmembran von feinen, radial verlaufenden Fibrillen durchsetzt wird; diese sind die directen Fortsetzungen der Entodermzellen des Stammcanales. Das Entoderm selbst besteht aus geißeltragenden Muskelzellen, deren Muskelfibrillen ringartig, perpendiculär zu den Längsmuskeln verlaufen (Taf. 14 Fig. 1 *en*).

Dieser so direct und genau verfolgbare Parallelismus zwischen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung des Siphonophorenstammes erleidet betreffs der histologischen Structur einige Ausnahmen. Derartige Abweichungen vom Typus sind einerseits bei *Rhizophysa* und *Physophora*, anderseits bei *Velella* und *Porpita* zu beobachten.

Bei *Rhizohpysa* bietet der Stamm einen Unterschied zwischen Ventral- und Dorsalseite dar, aber ohne die geringste Spur eines Centralsystems. Das Ectoderm ist hier so gebaut, wie es auf Taf. 14 Fig. 12 wiedergegeben ist. Als Gerüst ist, wie überall, die Stützlamelle anzusehen; diese giebt verschiedene, radial abgehende, sich dichotomisch

Digitized by Google

theilende Auswüchse ab. Die Dicke dieser Stützlamellen ist hier viel bedeutender, als in allen früher beschriebenen Fällen, und die ganze Oberfläche der Stützmembran und ihrer Lamellen ist von besonders feinen und stark lichtbrechenden Muskelfibrillen bedeckt. Die äußere Zellschicht des Stammes besteht aus einem großkernigen Ectoderm, das aber nicht die einzige Lage bildet; in der Tiefe sind noch große Zellen vorhanden, die in unmittelbarer Beziehung zu den Muskelfibrillen stehen. In der Figur (Taf. 14 Fig. 12), welche ich zur Veranschaulichung des Wachsthums des Stammes gebe, kann man verschiedene Stufen der Ausbildung des Ectoderms vorfinden: man begegnet Stellen, wo das Ectoderm einschichtig ist, ferner solchen, wo es in Theilung begriffen und endlich wo es zweischichtig ist. Die ganze Histogenese ist hiernach folgendermaßen zu erklären. Anfangs besteht das Ectoderm aus Epithelmuskelzellen, welche eine einzige Lage Muskelfibrillen beherbergen. Mit der Multiplicirung der Fibrillen sinken die Ectodermzellen nicht in die Tiefe, wie wir es früher gesehen haben, sondern theilen sich, und zwar behält die untere Zelle, die in die Tiefe rückt, unmittelbare Beziehung zu den Muskelfibrillen. In der unteren Zelle haben wir, trotz ihrer etwas verschiedenen Entstehung, nichts Anderes, als eine Neuromuskelzelle zu sehen, deren morphologische Nervennatur vor ihrer Bedeutung als Muskel zurücktritt. Obschon die Art der Entstehung dieser Zellen bei *Rhizophysa* sich an die bei *Halistemma* anschließt, so sind doch jene mehr mesoblastischen, diese nervösen Elementen homolog. Unbestreitbar aber ist es, dass wir es in beiden Fällen mit den ersten Spuren einer Gewebedifferenzirung zu thun haben, die nach zwei verschiedenen Richtungen hin erfolgt ist.

Eine noch eigenthümlichere Form bietet uns *Physophora* dar. Bei ihr haben wir am Stamme zwei ganz verschiedene anatomisch-histologische Theile zu unterscheiden; ich meine den Theil, welcher die Schwimmglocken trägt, und seine blasenartige Auftreibung. Ein Querschnitt des Stammes zeigt einen stark ausgeprägten Unterschied zwischen der Dorsal- und Ventralseite; die letztere ist krausenartig ausgebuchtet und trägt die eigentlichen Schwimmglocken. Von einem Centralnervensystem ist keine Spur vorhanden, und die ganze Peripherie des Stammes ist einförmig gebaut. Hinsichtlich der feineren Structur ist hier zu bemerken, dass schon Claus zwischen den longitudinalen Muskelfasern rundlich-ovale Kerne aufgefunden hat; alles Übrige ist völlig unbekannt. Ein Muskelseptum, dem Stamme entnommen und ausgebreitet, zeigt uns eine Schicht von Muskelfibrillen (Taf. 15 Fig. 21 *mf*), denen Ectodermzellen aufliegen. Diese sind von zweierlei Art (die

Digitized by Google

einen besitzen sehr zarte Geißeln — Tasthaare —, die andern nicht) und sind zweischichtig angeordnet. Die Ectodermzellen, die keine Tasthaare haben, sehen von oben betrachtet kubisch aus, besitzen einen ovalen Kern und geben centripetal verschiedene fibrillenartige Ausläufer ab. Die Beziehungen der Ausläufer zu der Zelle sind ähnlich wie bei *Halistemma*; die Zelle schließt also keine Fibrille ein, sondern ihre Ausläufer werden in gewisser Entfernung von der sie producirenden Zelle fibrillen- oder faserähnlich und glänzend. In ihrem Verlaufe verzweigen sich die Fasern dichotomisch, behalten aber die frühere centripetale Richtung bei. Die zweite Art von Ectodermzellen, welche die tiefere Schicht bilden, ragen vermittels einer halsförmigen Erweiterung nach außen. Die Zelle selbst hat eine kolbenartige Gestalt; dies könnte zum Glauben veranlassen, man habe es hier mit einer Drüsenzelle zu thun, wenn nicht die außerordentlich feinen Geißeln an der nach außen ragenden Fläche wären. Von dem nach unten hin abgerundeten und aufgetriebenen Ende gehen ebenfalls faserförmige Ausläufer ab, deren Beziehung zu den Muskelfibrillen die gewöhnliche ist.

Wenn wir den ganzen Querschnitt untersuchen, so sehen wir die tiefliegenden Zellen des Ectoderms, welche schon von Claus beobachtet wurden. Auch ohne die Entwicklung, die Histogenese, des Stammes zu studiren, können wir doch eine Analogie mit den benachbarten Formen aufstellen und den Ectodermelementen eine bestimmte Bedeutung zusprechen. Die in der Tiefe des Ectoderms liegenden Zellen sind mit den gleichen von *Rhizophysa* zu identificiren und als wahre Mesodermzellen anzusehen. Wie sind aber die äußerlichen Ectodermzellen zu deuten? welche von ihnen kann man den conischen Zellen von *Halistemma* vergleichen? Diese Fragen sind schwer in definitiver Weise zu entscheiden. Wir möchten sagen, dass die Eigenschaften der conischen Zellen hier auf die beiden Formen der Ectodermzellen vertheilt sind: nämlich die kubischen Zellen von *Physophora* sind nur wegen ihrer Beziehung zu den Muskelfibrillen, die kolbigen aber auch noch wegen ihrer tieferen Lage den conischen Zellen von *Halistemma* analog. Kurz gefasst stellt uns die Beschaffenheit des Ectoderms von *Physophora* den Typus vor, welchen wir schon bei *Apolemia uvaria* gefunden haben, nur ist dort die Sache bedeutend primitiver. Bei *Physophora* sehen wir erstens ein Mesoderm ausgebildet und zweitens haben die äußeren Ectodermzellen eine specifische Form bekommen. In beiden Fällen müssen wir die äußeren Ectodermzellen als Neuro-Muskelepithelzellen ansehen. Unter diesen Elementen ist eine Differenzirung nur in der einen Richtung eingetreten, dass einige von ihnen mehr als

Digitized by Google

die übrigen zur Aufnahme von Empfindungen geeignet sind; das will heißen, dass die kolbigen Zellen mehr sensibel als die cubischen sind.

Jetzt haben wir uns mit der Structur der blasenartigen Erweiterung des Stammes zu beschäftigen. Diese Blase ist, wie bekannt, mit besonderen Tentakeln besetzt, die bei flüchtigem Blicke einen Kreis, in der That aber eine zusammengedrückte Spirale bilden. Diese rührt von einer querverlaufenden Einbuchtung her, welche sich in die Blase vertieft und als eine Fortsetzung der Ventrallinie anzusehen ist. Diese Einbuchtung stammt von einer spiralen Drehung des Stammes sammt der Blase; desswegen sind auch die Tentakel spiralig angeheftet. Wenn eine *Physophora* mit Alkohol oder einem anderen stark wirkenden Reagens behandelt wird, so fallen die Tentakel bald ab und hinterlassen dabei an ihren Anheftungsstellen besondere Rähmchen. Koren und Danielssen[1] haben ihrer zuerst bei *Physophora borealis* erwähnt; am genauesten hat aber Claus[2] sie folgendermaßen beschrieben: »Die Umrisse der Rähmchen sind durch schmale, leistenähnliche Vorsprünge des Skelettblattes erzeugt« und weiter: »die großen Tentakel des äußeren Kreises sind nahezu in der Mitte jener Felder entsprungen, so dass je ein Tentakel von einem Rähmchen umfasst wird.« Diese so aus einander gesetzte Beziehung des Tentakels zu der Blase ist von Claus falsch verstanden worden. In der Mitte jedes Rähmchens sitzt eine Papille, die Claus abbildet, aber nicht erwähnt — das ist die eigentliche Insertionsstelle des Tentakels, aber damit ist die Sache noch nicht aus: an der Basis (Taf. 15 Fig. 31), mit welcher er sich der Blase anheftet, kommt eine Nematocystenanschwellung vor, und genau aus ihrer Mitte entspringt ein secundärer peitschenförmiger Tentakel. Aber was dabei am sonderbarsten ist, das ist eine membranartige Decke, welche den Grund des Tentakels ganz zuschließt; so erscheint der abgefallene Tentakel als eine von allen Seiten geschlossene und zugleich starre Bildung; seine Wandungen fallen nur dann zusammen, wenn man sie durchsticht. An der Grundmembran des Tentakels liegt im Centrum eine dem Rähmchen correspondirende Papille; diese zwei Papillen bilden in Folge ihrer Verwachsung den Insertionspunkt des Tentakels. Möglich ist es, dass in dem jugendlichen Zustande des Tentakels eine freie Passage zwischen ihm und der Blase vorkommt; mit der Zeit aber bilden sich in Folge der Verwachsung die zwei Membranen (die des Rähmchens und die des Tentakels) aus; anstatt der Öffnung aber bleibt die schon er-

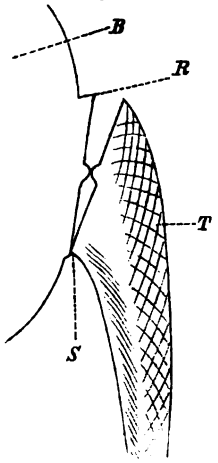
[1] J. Koren und D. C. Danielssen, Fauna littoralis Norvegiae. Part 3. Bergen 1877.

[2] Claus, l. c. p. 14.

Digitized by Google

wähnte Papille zurück (Taf. 15 Fig. 25). Untersuchen wir das Rähmchen, nachdem der Tentakel abgefallen ist, so überzeugen wir uns davon, dass seine Ränder verschieden gebaut sind (vgl. Fig. 2): oben ist es eine selbständige Kante, unten besteht der Rand aus einer nackten Stützlamelle; das will heißen, der Tentakel ist nur unten an die Blase mit seinem Rande angewachsen in der Art, dass die Stützlamelle der Blase in die Stützlamelle des Tentakels unmittelbar übergeht. Oben ist er hingegen der Blase nicht angewachsen und ragt frei nach außen. Von der Oberfläche gesehen, erscheint der Tentakel mit der ganzen unteren Hälfte seiner Kante dem Rande des Rähmchens angewachsen, während die obere Hälfte frei bleibt (Taf. 15 Fig. 25). Wegen dieser unvollständigen Anwachsung bricht der Tentakel, wie erwähnt, sehr leicht ab.

Fig. 2.



B Blase; *R* Rähmchen; *T* Tentakel; *S* Stelle, wo die Stützmembran der Blase in den Tentakel übergeht.

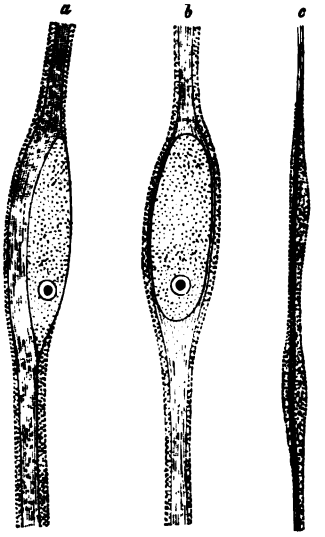
Histologisch unterscheiden wir an der Blase drei verschiedene Theile: den oberen, welcher den Schwimmglocken anliegt, die seitliche Umgebung, die von den Rähmchen gebildet wird, und den unteren. Die Beschreibung, welche Claus hiervon giebt, ist weder klar, noch vollständig, obwohl er in den Fasern, welche er nach außen von den Rähmchen in der Tiefe des Ectoderms findet, eine Art Nerven vermuthet und dabei ausspricht, dass die Zellen, die in der Dicke der Rähmchen vorkommen, Ganglienzellen sein mögen.

Als ich die Blase von *Physophora* zu untersuchen begann, erstaunte ich über den außerordentlichen Reichthum an Nerven. Man konnte wohl denken, man habe es hier mit einem wahren Gehirn zu thun. Die Ganglienzellen und Nervenfasern bilden ein dichtes Geflecht, das in der Tiefe des Ectoderms ausgespannt ist. Die obere Fläche der Blase ist von einem hohen Epithel bedeckt, in dessen Zellen rund um den Kern große Körnchen zerstreut sind. Muskelfibrillen kommen hier absolut nicht vor. Das Epithel liegt dabei direct auf der Stützlamelle, und zwischen den beiden Schichten sind dicke Nervenfasern und spindelförmige Zellen zerstreut. Die Ganglienzellen sind von zweierlei Natur, nämlich bipolar und tripolar; selten kommen auch multipolare Zellen vor (Taf. 15 Fig. 23). Jede Ganglienzelle ist ausgezogen und enthält einen runden, sich intensiv färbenden Kern. Von den Nervenfasern der Wirbellosen wird bekanntlich angenommen, sie seien marklos. Indessen an *Physo-*

Digitized by Google

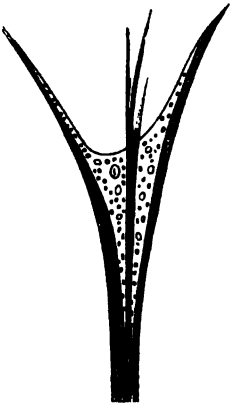
phora kann man sich davon überzeugen, dass diese These nicht so ohne Weiteres richtig ist. Jede Nervenfaser besteht hier aus einem ganzen Bündel von außerordentlich zarten Fibrillen, die von körnigem Plasma umgeben sind. Möglicherweise lassen sich diese Fibrillenbündel als Achsencylinder und das Plasma als Markscheide auffassen (vgl. Fig. 3). Die Plasmascheide ist nicht gleichmäßig vertheilt, sondern an einigen

Fig. 3.



a, *b* Nervenfasern mit Nervenzellen; *c* Nervenfaser von Plasmasubstanz umgeben.

Fig. 4.



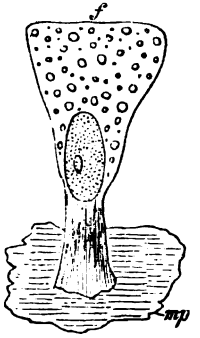
Nervenfaserverzweigung.

Stellen spindelförmig angehäuft. Die Nervenfasern können sich verzweigen; an solchen Stellen sieht man am besten die Beziehung der Plasmascheide zum Nervenbündel (Fig. 4). Dieses theilt sich in zwei oder drei primitive Bündel, und an der Theilungsstelle ist das Plasma angehäuft und hat eine grobkörnige Beschaffenheit. Bei dem Abgehen der Nervenfaser von der Nervenzelle ist die Faser plasmareich, aber an der Endverzweigung scheint die Plasmascheide ganz zu verschwinden. Die Beziehung der Nervenfasern zu den Zellen ist auch erwähnenswerth: die Zelle dient nicht als Unterbrechungsort für die Fibrillen; diese ziehen sich längs der Zelle hin, aber in einer etwas anderen Weise, als es bei höheren Formen vorkommt. Bei diesen lösen sich, wenn die Fasern eine Zelle erreichen, die sie constituirenden Fibrillen auf, setzen ihren Verlauf auf der Peripherie der Nervenzelle fort und vereinigen sich am entgegengesetzten Pole wieder, um eine der ersten ganz gleiche Nervenfaser wieder zusammenzusetzen; bei den Siphonophoren hingegen zersetzen sich die Nervenfibrillen in der Zelle

Digitized by Google

nicht, sondern behalten die gemeinsame Bündelform bei und legen sich gewöhnlich einer Seite der Zelle so an, dass diese einen Anhang der Faser selbst bildet (Fig. 3 *a* und *b*). Wenden wir uns nun dem bedeckenden Epithel wieder zu, so sehen wir, dass seine Elemente, wie gesagt, aus hohen, becherförmigen Zellen bestehen (Fig. 5). An der Basis ist die Epithelialzelle heftförmig verdünnt und hat hier eine fein fibrilläre Beschaffenheit; am Übergange zu der oberen grobkörnigen Partie ist ein ovaler Nucleus sichtbar. Jede Epithelialzelle ist mit der Basis der Stützlamelle angewachsen. Das ganze, außerordentlich entwickelte Nervengeflecht erstreckt sich zwischen der Basis der Epithelialzellen. Es fragt sich jetzt, ob eine unmittelbare Beziehung des Nervensystems zu der Außenwelt überhaupt existirt. Zwischen den Epithelialzellen sind kleine runde Nesselkapseln (Taf. 15 Fig. 23 *N*) zerstreut; diese tragen Cnidocils und von ihnen aus scheinen zu den benachbarten Nerven feine Fibrillen abzugehen, durch welche die aufgenommenen Empfindungen dem Nervengeflechte zugeleitet werden mögen.

Fig. 5.



Epithelialzelle
mp Membrana propria.

Die untere Fläche der Blase, welche zwischen den Randtentakeln und den anliegenden Gruppen von verschiedenen Organen ausgespannt ist, scheint anders gebaut zu sein. Sie besitzt alle Gewebe der oberen Fläche der Blase und außerdem noch eine stark entwickelte Musculatur; diese ist aber in einer einzigen Schicht ausgebreitet, ohne besondere Muskelsepten auszubilden. Die Muskelfibrillen beschränken sich aber nicht hierauf, sondern gehen auf die Tentakel, deren Musculatur sie bilden, über. Die Muskelfibrillen der unteren Fläche sind von feinkörnigen Epithelialzellen, die keine grobkörnigen Agglomerate einschließen, wie es am oberen Epithel zu sehen war, überdeckt; im Großen und Ganzen ist es eine einfache Muskelepithelialschicht. Zwischen den Elementen dieser Schicht ist wieder ein Nervennetz, das aus Fasern mit dreieckigen oder spindelförmigen Ganglienzellen besteht, ausgebreitet (Taf. 15 Fig. 24). Die Zahl der Nerven ist hier nicht so bedeutend, wie an der oberen Fläche, auch halten sie viel mehr einen bestimmten Verlauf inne. Größtentheils sind die einzelnen Nervenfasern zu Bündeln vereinigt; in jedem Bündel (Taf. 15 Fig. 26) lässt sich eine starke centrale Faser von den sie umgebenden viel feineren unterscheiden.

Wie wir schon a priori vermuthen können, bleibt das Hinzutreten der Muskeln nicht ohne Einfluss auf das Nervengeflecht. Hier giebt es wirklich eine unmittelbare Beziehung der Nervenfasern zu den Muskel-

Digitized by Google

fibrillen, und diese ist, was dabei am wichtigsten ist, ganz gleich der von *Halistemma* (conische Zellen), mit anderen Worten: die Nervenfaser endet mit einem Hügelchen auf der Muskelfibrille. Von Nesselkapseln, welche zur Aufnahme der Empfindungen dienen könnten, ist hier keine Rede.

Die Nervengeflechte auf der oberen und unteren Fläche der Blase stehen mit einander folgendermaßen in Zusammenhang. Die Rähmchen der Blase, oder sogar ihre Tentakel selbst sind von einander vermittels Rinnen geschieden, in deren Boden bereits CLAUS Zellen gesehen hat, die in zarte Fasern auslaufen, eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Ganglienzellen haben und sehr an die multipolaren Zellen der Subumbrella der Acalephen erinnern. Diese von CLAUS ausgesprochene Vermuthung kann ich völlig bestätigen. Auf Taf. 15 Fig 25 ist etwas schematisch dargestellt, wie eine ganze Masse von Nervenfasern zwischen zwei benachbarten Rähmchen verläuft und das obere Nervennetz mit dem unteren unmittelbar vereinigt. Auf dem Querschnitte stellt die Rinne kaum etwas Besonderes vor (Taf. 15 Fig. 22); es ist eine polsterähnliche Anschwellung, die äußerlich aus einem verlängerten Epithel zusammengesetzt ist. In der Tiefe des Epithels liegen auf dem Schnitte besondere Zellen und eine Art Punktsubstanz. Beides gehört einer Nervenschicht an, die der Stützlamelle unmittelbar aufliegt.

Es bleibt uns jetzt die Aufgabe, die histologische Verwandtschaft der Blase mit dem Abschnitte, welcher die Schwimmglocken trägt, darzulegen und dann die Function der Blase zu erklären. Es kann schon a priori gewiss keinem Zweifel unterliegen, dass der histologische Typus der Blase und des Stammes ein und derselbe sind, weil, wie gesagt, die Blase nur eine Modification des Stammes ist. Die Structur des letzteren und der oberen Fläche der Blase sind die Extreme, welche sich vermittels der Eigenthümlichkeiten in der Structur der unteren Fläche derselben Blase in Einklang bringen lassen. Behufs einer Vergleichung der beiden scheinbar typisch verschiedenen Nervensysteme, die wir in den beiden Fällen haben, müssen wir uns vorstellen, dass der Schwimmglockenabschnitt von *Physophora* in die Breite ausgezogen sei und die Muskeln, anstatt radiäre Gruppen zu bilden, sich zu einer einzigen Schicht ausgestreckt haben. Dabei werden die Ausläufer, welche von den Ectodermzellen abgehen, um die entferntesten Fibrillen zu erreichen, ganz unnöthig, und jede Ectodermzelle wird unmittelbar mit der ganzen unteren Fläche auf den Fibrillen ruhen. Die kolbenförmigen Tastzellen sinken aber noch tiefer in das Ectoderm ein, verwandeln sich in Nervenzellen, ohne ihre Beziehung zu den Fibrillen zu verlieren, und so

Digitized by Google

erhalten wir alle drei beschriebenen Schichten: Epithel, Nervennetz und Muskelfibrillenschicht. Dass diese Anschauung ganz plausibel ist, dafür kann die schon aus einander gesetzte Entwicklung des Stammes bei *Halistemma* als Beweis dienen.

Betreffs des Ectoderms der oberen Fläche der Blase müssen wir annehmen, dass, obwohl sich in der Tiefe des Ectoderms Muskelfibrillen nicht entwickelt haben, weil sie wahrscheinlich unnöthig wären, doch das Ectoderm die erworbene Fähigkeit, Nervenelemente auszubilden, beibehält; in dieser Weise geschieht eine Trennung der innig verwandten Muskel- und Nervenelemente: die einen gehen zu Grunde, die anderen gelangen zu außerordentlicher Entwicklung.

Wenn wir eine *Physophora* der physiologischen Beobachtung unterziehen, so ermitteln wir gewiss Thatsachen, die für das Vorhandensein eines außerordentlich empfindlichen Nervensystems sprechen. Des primitiven Baues wegen ist aber die physiologische Thätigkeit dieses Thieres leicht zu verstehen und in die einzelnen Momente zerlegbar. Wenn wir z. B. es an einem beliebigen Punkte, am besten am Randtentakel, berühren, so sehen wir Folgendes: das Thier wird außerordentlich empfindlich, kehrt sich in verschiedener Weise um und bemüht sich alle seine Tentakel gegen den Berührungspunkt zu wenden, als ob es das störende Object wegschaffen wolle. Nach einigen Augenblicken entflieht es rasch und benimmt sich dabei ganz vernünftig: es strebt danach, sich so klein wie möglich zu machen und legt die Tentakel zusammen, um die Fläche, welche der Richtung des Laufes entgegensteht, so stark wie möglich zu vermindern.

Es handelt sich jetzt um die Frage: wie kann man physiologisch alle diese so complicirt erscheinenden Thatsachen erklären? Die Empfindung, von welchem Punkte sie auch aufgenommen sei, wird auf die obere Fläche der Blase übertragen; hier liegt bestimmt der percipirende Punkt des ganzen Organismus; von hier aus gehen erstens Nerven zu den Tentakeln und zweitens verlaufen Nervenbündel zwischen den Rähmchen zu der unteren stark muskulösen Fläche der Blase. Der Weg zu den Tentakeln ist der kürzeste, desswegen wird sich ein Ausdruck der Thätigkeit des Organismus in dieser Richtung zunächst offenbaren: die Empfindung wird auf die Tentakel übertragen, und diese wenden sich gegen den Berührungspunkt. In zweiter Linie erreicht die Empfindung die untere Fläche; die Nerventhätigkeit in diesem Punkte richtet sich gegen die Muskeln, welche sich zusammenziehen, die Tentakel fest an einander legen und die Flucht, welche so charakteristisch für die *Physophora* ist, bewirken.

Digitized by Google

Unter den abweichenden Siphonophoren habe ich nur zwei, *Velella* und *Porpita*, mit Bezug auf das Nervensystem untersucht. Hinsichtlich der Ersteren kann ich die Angaben von Dr. CHUN nur bestätigen[1]. Unter dem Epithel der ganzen Oberfläche von *Velella* ist ein Nervennetz vertheilt; dieses besteht aus Nervenzellen, die oft multipolar sind (Taf. 15 Fig. 29), und aus den sie verbindenden Fasern. Oft sieht man, dass die Nervenfasern sich durchkreuzen, wobei sie mit einander verwachsen und ein gemeinsames Plättchen bilden (Taf. 15 Fig. 29 *t*), wie es auch von CHUN beschrieben war[2]. Ein Ringnervensystem, wie es CHUN beschreibt, habe ich nicht gefunden; nach meiner Meinung giebt es hier nur ein einfaches Netz, also ein peripherisches Nervensystem ohne jede Concentrirung. Alles was ich über *Velella* gesagt habe, kann mit demselben Recht auf *Porpita* übertragen werden. Bei dieser Form ist der Typus ganz derselbe geblieben; der einzige Unterschied besteht in demviel selteneren Vorkommen der Nervenzellen und der oft dichotomischen Verzweigung der Nervenfasern (Taf. 15 Fig. 28). Der Ursprung dieses Nervensystems kann auch in der Art erklärt werden, wie ich es für *Physophora* versucht habe: die Muskelfibrillen haben sich nicht entwickelt, dagegen ist die Eigenschaft der Epithelial- (besser: Muskel-Epithelial-) zellen, Nervenelemente auszubilden, beibehalten worden.

Bei *Halistemma* ist eine Eigenthümlichkeit der Erwähnung werth; nämlich die Nährpolypen sitzen am Ende von stielförmigen, spiralig gedrehten Seitenanhängen des Stammes, welche zugleich zahlreiche über einander gelagerte Deckschuppen tragen. Auf Querschnitten durch diese Anhänge sieht man, dass sie in ihrem Bau eine verkleinerte Copie des Stammes darstellen. Die Dorsalseite ist verdickt, die Ventralseite leistenartig; mit anderen Worten: der Centralcanal des Anhanges, welcher gewiss eine unmittelbare Abzweigung des Centralcanales des Stammes ist, liegt im Anhange nicht ganz central, und dies bewirkt in etwas die Verschiedenheit in der Structur der Dorsal- und Ventralseite. Ein Segment des Querschnittes ist auf Taf. 14 Fig. 15 abgebildet. Die Hauptmasse wird auch hier von den Muskelsepten gebildet. An der Oberfläche ist dabei ein einschichtiges Ectoderm zu sehen, das gewiss aus lauter Epithelialmuskelzellen zusammengesetzt ist. In der Medianlinie befindet sich eine riesige Zelle, die hier einen Ausdruck des Central-

---

[1] CHUN, Das Nervensystem der Siphonophoren. Zool. Anz. 1881. Nr. 77.

[2] CHUN, Die Gewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1882. Nr. 117.

Digitized by Google

nervensystems darstellt. Ich betrachte diese stielartigen Anhänge, die im Bau ganz von den Polypen verschieden sind, als besondere knospenartige Bildungen des Stammes, die sich nicht weit genug entwickelt haben, um selbständige Wesen zu schaffen und eine unabhängige Existenz zu haben.

Taster.

Ohne mich mit den morphologischen Eigenthümlichkeiten, die schon von Mehreren so eingehend beschrieben wurden, zu befassen, werde ich hier nur die histologischen Besonderheiten dieses Gebildes beschreiben und dabei die möglichen Leistungen des functionell noch so räthselhaften Organes darzustellen suchen.

Die höchste Entwicklungsstufe erreicht der Taster bei *Physophora*, und desswegen werde ich bei meiner Beschreibung hauptsächlich auf dieses Thier Rücksicht nehmen. Dabei ist es vielleicht nicht ohne Interesse, eine Erklärung des wahren Verhältnisses der abweichenden Taster von *Physophora* zu denen der anderen Siphonophoren zu erhalten. Es ist nämlich schon lange bekannt, dass der Taster gewöhnlich mit dem Stamme vermittels eines langen, oft fadenförmigen Stieles vereinigt ist; dies ist aber bei *Physophora* nicht der Fall, vielmehr bildet ein Knopf die Anheftungsstelle; wahrscheinlich ist dieser nichts als ein verkürzter Stiel.

In histologischer Beziehung hat Claus[1] die Schichtenfolge in dem Taster genau beschrieben: unterhalb des zarten Außenepithels befindet sich wieder eine Längsmuskelschicht, dann folgt die einfache Stützlamelle ohne Längsrippen (nur *Physophora* macht eine Ausnahme), die zarte Ringmusculatur und die Entodermbekleidung. Von *Physophora* sagt Claus ganz kurz, dass die Structur der Tasterwand hier die höchste Complication erreiche, indem der Taster mit seinen Muskelsepten den Bau des Stammes genau wiederhole. Claus fand dabei auch besondere Fasern, welche in der Tiefe des Epithels circulär verlaufen und an vielen Stellen unterbrochen sind. Am Taster von *Physophora* ist die gewöhnliche wulstförmige Ectodermverdickung, die Nematocysten einschließt, ebenfalls vorhanden, aber stark verkürzt und nur als eine polsterförmige Auftreibung (Taf. 15 Fig 31 *pv*), in deren Mitte ein peitschenförmiges Tentakelchen vorspringt. Histologisch kann man an ihm drei Regionen unterscheiden: die Basis, den Mitteltheil und die

[1] l. c.

Digitized by Google

Spitze, deren Complication in derselben Reihenfolge zunimmt, die aber ohne scharfe Grenze in einander übergehen. Wir werden unsere Beschreibung mit dem Mitteltheile beginnen. Die Stützlamelle bildet, wie gesagt, hier radiale Auswüchse, die mit Muskelfibrillen belegt sind. Ein solcher mit dem aufliegenden Epithel ist auf Taf. 15 Fig. 32 abgebildet. Die circulären Muskelfasern, die CLAUS beschreibt, sind hier gar nicht vorhanden, das Epithel hingegen ist dabei einer sehr bedeutenden Veränderung unterworfen. Es besteht nämlich aus dreierlei Elementen: echten Drüsen, Tastzellen und blassen, drüsenähnlichen Elementen. Erstere sind von beträchtlicher Größe (*Dr*) und wurstförmiger Gestalt und beherbergen im Inneren ziemlich stark lichtbrechende Ballen, die in helles Plasma eingebettet sind. Diese erfüllen die Drüsen vollständig, und nur ganz nahe der Basis, mit welcher die Drüsen den Muskelsepten aufsitzen, ist ein beträchtlicher Kern zu sehen. Die Tastzellen sind sehr verlängerte, faserähnliche Zellen (*sz*); in ihrer Mitte liegt nur der Kern mit einer bedeutenden Menge Plasma. Diese faserähnlichen Zellen, oder sogar vielleicht einfache Fasern, ziehen sich zwischen den benachbarten Drüsenzellen hin und enden nach der Außenfläche zu mit einem plasmatischen Knopf, der einige Tasthaare trägt. Merkwürdigerweise enthält die Plasmaanhäufung an der Spitze mehrere stark lichtbrechende Körnchen, welche dem ganzen Gebilde eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Drüse geben. Die dritte Zellart erscheint etwas sonderbar; es sind ebenfalls schlauchförmige Bildungen (*Dr'*), die eine netzförmige Verästelung des Plasma zeigen, während der Rest von einer hellen Substanz eingenommen wird. Auch hier liegt, wie in den gewöhnlichen Drüsen, der Kern nahe der Basis. Ich glaube, man kann sie nur als Drüsen auffassen, die aber ihren Inhalt entleert haben und vielleicht nur in Folge dessen sich von den gewöhnlichen Drüsen unterscheiden. Die Untersuchung der Längsmuskelfibrillen überzeugt uns davon, dass dabei absolut keine Kerne oder Zellreste vorkommen; das beweist ganz klar, dass die Fibrillen ihre Entstehung besonderen Zellen verdanken, nämlich ohne Zweifel den oberen Ectodermzellen und zwar unterschiedslos allen oben erwähnten drei Arten. Taf. 15 Fig. 32 zeigt uns, dass die Muskelsepten von Plasmafibrillen überdeckt werden, die unmittelbare Fortsetzungen der oberen Ectodermelemente sind. Wie die Tasterzellen, so geben auch die Drüsen (und dies ist am sonderbarsten) ein dichtes Plasmanetz ab, welches sich zwischen den Muskelsepten durcharbeitet.

Vergleichen wir das Ectoderm des Tasters mit dem des Stammes, so werden wir unbedingt sehen, dass dabei die vollste Homologie

Digitized by Google

existirt. Am besten ist es gewiss hierbei, den Stamm der *Physophora* selbst ins Auge zu fassen; dann entsprechen die Drüsen den einfachen Ectodermzellen und die kolbenförmigen Elemente den faserähnlichen Tastzellen. Weil die Ectodermzellen sich in Drüsen verwandelt und so ihr Volumen vergrößert haben, so mussten sich die kolbenförmigen Zellen, um die Außenwelt als Tastzellen zu erreichen, außerordentlich in die Länge ziehen. Um dieser Ansicht eine noch gründlichere Basis zu geben, wollen wir die Histogenese der Ectodermschicht genau verfolgen. Wenn wir die Gewebe am Grunde des Tentakels, oder noch besser einen jungen Tentakel untersuchen, so finden wir Folgendes. Das ganze Ectoderm besteht aus einer einzigen Schicht Muskelfibrillen, die von einem platten Epithel bedeckt sind; das will heißen, wir haben es hier mit einem Muskelepithel zu thun. Bei der Weiterentwicklung findet eine Metamorphose der Zellen statt: einige von ihnen behalten dunkle Kerne und werden eher kleiner, als größer (von der Oberfläche gesehen); die anderen wachsen bedeutend (und mit ihnen auch ihre Kerne) und dabei wird die Substanz der Zellen und der Kerne viel heller. Etwas später (Taf. 16 Fig. 34 *a*) zeigt uns das Ectoderm, von der Seite gesehen, einen Unterschied der großen hellen Zellen von den kleinen dunkleren; jene nehmen am oberen, äußeren Ende eine grobkörnige, klumpige Beschaffenheit an, was unstreitbar auf eine Drüsennatur hinweist; die kleinen aber werden schlank und ziehen sich aus. Mit der Zeit bilden sich am Grunde der Zellen neue Fibrillen, die sich, wie es für den Stamm erklärt wurde, mehrschichtig anlegen; das bewirkt die Ausbildung der wurzelähnlichen Plasmafortsätze der Ectodermzellen, und in dieser Weise sind zwischen den Ectodermzellen solche Formen entstanden, wie sie auf Taf. 16 Fig. 34 *b* angedeutet sind. Hier ist zu sehen, dass wegen Vermehrung der Fibrillen, die sich nicht mehr in einer einzigen Schicht anlegen, die Epithelmuskelzellen in die Höhe gedrängt werden, ohne die innigste Verbindung mit den Fibrillen zu verlieren. Die weitere Zellenmetamorphose gründet sich auf eine physiologische Vervollkommnung der Drüsen einerseits und der Tastorgane anderseits; principiell wird dabei nichts verändert. Wir haben es aber hier mit lauter Muskelzellen, die sich einerseits in Drüsen und anderseits in Tastzellen verwandelt haben, zu thun.

Der Tasterspitze näher sehen die Ectodermelemente ein wenig anders aus. Die Drüsen sind hier nicht so besonders stark entwickelt (Taf. 17 Fig. 61), sind aber ebenfalls ziemlich lang, schlauchähnlich und geben centripetale Fasern ab, die sich den Muskelfibrillen anschmiegen. Die Tasterzellen ziehen sich wegen des dicker werdenden Ectoderms sehr

Digitized by Google

in die Länge und erscheinen bei Behandlung mit Sublimat oder Kaliumbichromat wie in einer structurlosen Scheide befindlich (Taf. 17 Fig. 63 und 64). Ihre Form ist nicht überall die gleiche: es kommen sowohl ganz faserähnliche wie auch verlängerte plasmareiche Zellen vor; dabei sind oft stark lichtbrechende Körper in ihnen zu beobachten (Taf. 17 Fig. 64 *c*), denen man mit vollem Rechte Aufmerksamkeit schenken muss. Es sind nämlich nicht etwa Öltropfen, sondern vielmehr solide Bildungen, und sie dienen wahrscheinlich als besondere Lichtbrechungsmedien, um die Empfindung der Tastzellen zu verstärken. Am unteren Ende zerfällt der faserähnliche Ausläufer der Zelle in eine Anzahl Fäserchen, die wie gewöhnlich mit den Muskelfibrillen in Zusammenhang treten. Die Spitze des Tentakels ist mehr als ein anderer Punkt der Berührung unterworfen, und desswegen können wir schon a priori hier das Vorhandensein der Coelenteratenwaffen, der Nesselorgane, vermuthen. In der That kommen diese in reichlicher Menge vor. Die einen sind groß und elliptisch (Taf. 17 Fig. 62) und besitzen am oberen Ende eine flache netzartig ausgespannte Zelle (Taf. 17 Fig. 65). Der innere Raum des Nesselorganes ist von einer ganz besonderen Substanz eingenommen, die sich nach Behandlung mit Alkohol zusammenzieht und gerinnt. Vielleicht ist es eine Giftsubstanz, die sich bei Entladung der Kapsel ergießen kann. Die andere Art der Nesselorgane ist ganz klein und befindet sich in einer Zelle mit einem großen Kern eingeschlossen (Taf. 17 Fig. 60, 61 u. 64 *b*), welche ein ganzes Bündel von Fasern abgiebt. Der Spitze des Tasters näher sind hauptsächlich die großen Kapseln zu sehen, etwas weiter nach der Basis zu kommen aber auch die kleinen vor und dabei erlangt der Taster ein Aussehen, das auf Taf. 17 Fig. 60 wiedergegeben ist: die obere Schicht wird von kleinen Nesselkapseln gebildet, während die unteren eine Anhäufung von Tastzellen zeigen, deren Kerne in verschiedenen Höhen stehen.

Bei den anderen Siphonophoren ist die Structur der Taster principiell der beschriebenen gleich; die Ectodermzellen sind aber nicht so metamorphosirt, nicht so verlängert. Wenn wir den Taster von *Halistemma* oder *Forskalia ophiura* untersuchen, so finden wir die Zellen ganz niedrig, obwohl sie sich verschiedenen Functionen angepasst haben; die Drüsen und Tastzellen, die dabei vorkommen, sind kaum veränderte Muskelzellen, wie es oben am jungen Ectoderm von *Physophora* beschrieben wurde.

Über die physiologische Bedeutung des Tasters bei den verschiedenen Siphonophoren sind viele Meinungen ausgesprochen worden. Metschnikoff hat bei *Halistemma pictum* gesehen, dass an

Digitized by Google

der Spitze des Tasters eine Öffnung existirt, durch welche die Nahrungsreste ausgestoßen werden. Bei den anderen Siphonophoren hat er aber diese Öffnungen nicht gefunden, mit Ausnahme einer jungen *Agalma Sarsii*, bei der sie aber mit der Zeit zuwachsen, so dass die excretorische Function untergeht und der Taster nur noch zur Berührung dient. Claus meint, der Taster nehme keinen directen Antheil an der Verdauung, seine Rolle sei dabei eine secundäre und betreffe nur die weitere Verarbeitung der Säfte unter Bildung von Ausscheidungsstoffen. Ich möchte hier zwei Thatsachen erwähnen, um die Function der Taster klarzustellen: erstens das Vorhandensein von besonderem Pigmente im Ectoderm des Tasters, und zweitens die Erfüllung des Tasterlumens mit einer albuminösen Flüssigkeit. Die Bedeutung des Pigments lässt sich am leichtesten an *Forskalia* verstehen; auf der Tasterspitze sitzt hier eine zwiebelförmige Auftreibung mit braunrothem Pigmente. Nach Reizung des Thieres trennen sich die Pigmentzellen, welche die zwiebelförmige Auftreibung bilden, ab, ihr Pigment wird aufgelöst und das Seewasser wird trüb und rothgelb. Diese Eigenschaft bringt dem Organismus einen unzweifelhaften Nutzen, weil hierdurch sowohl die Erlangung der Beute als auch, was aber gewiss nur secundäre Bedeutung hat, die Flucht sehr erleichtert wird. Das Vorkommen einer specifischen Flüssigkeit im Innern des Tasters scheint der Vermuthung von Claus eine Stütze zu gewähren, aber dabei darf man einen Punkt nicht übersehen: diese Flüssigkeit ist zu dick und der Canal, welcher den Stamm mit dem Taster vereinigt, zu eng (haarfein), um eine Entleerung der Tasterflüssigkeit ins Innere des Stammes zu gestatten; bei *Physophora* kann diese absolut nicht vorkommen. Mir scheint eine andere Erklärung den Thatsachen mehr zu entsprechen: die Flüssigkeit dient dazu, den Taster in Erection zu erhalten. Dieser Zustand ist am evidentesten bei *Halistemma rubrum*, wo die Tasterflüssigkeit sehr dick und eiweißartig ist und dem ganzen Gebilde ein glänzendes, eigenthümliches, von dem Reste des Polypen verschiedenes Aussehen giebt. Nach Durchstechen des Tasters fallen die Wandungen zusammen. Die Bedeutung der Erection ist von selbst klar: sie ruft die Empfindlichkeit des Tasters hervor.

Digitized by Google

Fangfaden.

Diese höchst sonderbaren Bildungen sind, was die feinere Structur betrifft, bisher vollständig unbekannt geblieben, weil alle früheren Forscher und sogar CLAUS in seinem letzten Werke über die Siphonophoren diesen Theil der Thiercolonie ganz oberflächlich beschrieben haben; ich erkläre mir dies aus der Kleinheit des Objectes und der ganz besonderen Schwierigkeiten, welchen man bei ihrer Untersuchung begegnet. Eine genaue Beschreibung der Fangfäden bei den verschiedenen Siphonophoren ist aber desswegen besonders wünschenswerth, weil, wie bekannt, Form und Bau ihrer Nesselknöpfe ein ganz vortreffliches Merkmal für die Bestimmung der Gattungen und Arten liefern.

In Bezug auf die äußeren Eigenthümlichkeiten findet man an den Fangfäden nur wenig allen Formen Gemeinschaftliches, so sehr sind diese Bildungen verschieden; im Großen und Ganzen sind es aber stielartige Anhänge, welche vom Grunde des Magens ausgehen. Die einfachste Form trifft man bei *Apolemia uvaria* an; hier ist es ein schlauchförmiger, außerordentlich contractiler Stiel, ohne den accessorischen Faden, den wir bei den übrigen Siphonophoren sehen werden. Andere Eigenthümlichkeiten sind hier nicht zu erwähnen, höchstens das braune Pigment, welches im Ectoderm zerstreut ist und dem Fangfaden ein ganz besonderes Aussehen verleiht. Die Nesselkapseln sind kugelrund und mehr in der Mitte des Fangfadens angehäuft.

Bei den übrigen Siphonophoren, mit Ausnahme von so abnormen Formen, wie *Physalia*, *Velella*, *Porpita* und auch von *Rhizophysa*, lässt sich der Typus des Fangfadens ziemlich genau folgendermaßen feststellen: an der Grenze des Stieles und des Basaltheiles der Polypen findet sich gewöhnlich bei der Mehrzahl der Siphonophoren ein langer und äußerst contractiler Faden, der in bestimmten und gleichen Abständen Seitenzweige abgiebt. Gerade die letzteren, die man auch als accessorische oder secundäre Faden bezeichnen kann, bieten die mannigfachsten Verschiedenheiten dar und machen so für fast jede einzelne Art eine selbständige Beschreibung erforderlich. An jedem secundären Faden finden wir drei Abtheilungen, die sehr scharf und bestimmt markirt sind und die wir Stiel, Nesselknopf und Endfaden nennen wollen.

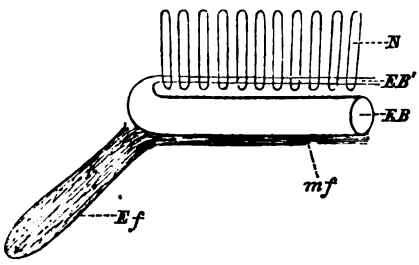
Unter den Formen, welche einen zusammengesetzten Fangfaden besitzen, ist er am bequemsten bei *Halistemma rubrum* zu beobachten. Von den genannten Theilen ist die dem Knopf homologe Partie ganz besonders verlängert und gleicht desswegen mehr einer Schnur als einem Knopfe. Sie ist von den Seiten etwas comprimirt und zu einer

Digitized by Google

Spirale aufgewunden. Diese ist ganz frei (ohne Involucrum) und ziegelroth. Wenn wir die Spirale aus einander ziehen, so bemerken wir, dass sie aus drei Theilen, oder, besser gesagt, Strängen zusammengesetzt ist (Taf. 16 Fig. 51), welche sich um einander schlingen und so eine gemeinsame Schnur bilden. Die drei Stränge sind: das elastische Band, die mucöse Schicht und der Nesselstrang. Als Achse der ganzen Bildung dient das paarige elastische Band (*EB*), das von einer mucösen, sich mit Farbstoffen stark tingirenden Schicht (*Dr*) bedeckt wird und dem sich außen die Spiraltouren des Nesselstranges (*Nst*) dicht anschmiegen. Um die Einzelheiten des ganzen Gebildes zu begreifen, sind Schnitte und Zupfpräparate unentbehrlich. Ein solcher Schnitt ist, etwas schematisch dargestellt, auf Taf. 16 Fig. 39 wiedergegeben. Als Achse sind hier wieder die erwähnten zwei elastischen Bänder (*EB*) zu sehen, nach unten von ihnen befindet sich eine mucöse Schicht (*Dr*), die in Folge einer leichten Streifung den Eindruck macht, als wäre sie in einzelne Elemente zerlegbar. Oben sieht man eine ununterbrochene Schicht von Nesselkapseln, die von einer Epithelialschicht bedeckt ist. An der Grenze der oberen Nesselkapsel- und der unteren mucösen Schicht (*Dr*) sind große eiförmige Nesselkapseln (*N'*), welche in zwei Reihen die Seiten der oberen Nesselstrangspirale besetzen, versenkt. Noch sind zu erwähnen zwei kleine elastische Schnüre (*EB'*), die von oben den großen elastischen Bändern anliegen und von ihnen nur durch eine Zellschicht, welche sich den großen Bändern anschmiegt, geschieden sind.

Eine eingehendere Untersuchung der genannten Theile ergiebt Folgendes. Die zwei elastischen Bänder sind ganz homogen und nur an ihrem Rande (Taf. 16 Fig. 35) sind stärker lichtbrechende Haken (*bf*) zu bemerken, von denen jeder in einer besonderen Hülle sitzt. An der einen Seite der Bänder verlaufen die kleinen elastischen Schnüre (Taf. 16 Fig. 39 *EB'*), an der anderen befinden sich gerade an der Berührungsstelle der Hauptbänder musculöse Fibrillen (Taf. 16 Fig. 35 *mf*), welche die Muskulatur des Endfadens darstellen. Jedes Hauptband biegt sich um, verdünnt sich (Taf. 16 Fig. 49) und bildet eine Schnur, die an der Basis des Nesselstranges (Fig. 6) verläuft.

Fig.



Umbiegung des elastischen Bandes (*EB*) zur elastischen Schnur (*EB'*); *mf* Muskelfibrillen, die in den Endfaden (*Ef*) übergehen. *N* Nesselorgane.

Digitized by Google

Die Hauptbänder sind mit einer Schicht von langgestreckten vielkernigen Zellen überzogen. Jede Zelle (Taf. 16 Fig. 42 *gz*) bedeckt ihr eigenes Hauptband und trifft mit den entgegengesetzten in der Medianlinie zusammen (Taf. 16 Fig. 39); aus dem Verbande gelöst gleicht sie einer breiten Faser, und ihre Kerne sind in ihr perlschnurartig angebracht.

Durch Zerzupfen nach Behandlung mit Osmiumsäure lässt sich die mucöse Schicht in langgestreckte faserähnliche Bildungen (Taf. 16 Fig. 35 *Dr*) leicht zerlegen. Diese sind einzellige, verlängerte Schläuche (Taf. 16 Fig. 36, 37 u. 38), die mit einer mucösen schleimigen Substanz erfüllt sind; der sonderbaren Form ungeachtet können sie nichts Anderes sein, als höchst eigenthümliche Drüsen, wofür auch ihre rasche und intensive Färbbarkeit mit Hämatoxylin und Alauncarmin spricht. Der eigentliche Plasmarest der Drüse befindet sich am Grunde und besteht aus einem stark lichtbrechenden Kern, der von einer Plasmamasse umhüllt ist. Diese giebt verschiedene Ausläufer ab, die zu einem Netze zusammenfließen. Dabei ist noch erwähnenswerth, dass zwischen diesen Drüsen noch besondere sternförmige Zellen vorkommen, die auf dem Querschnitte des Fangfadens sich als stärker gefärbte Punkte markiren (Taf. 16 Fig. 35, 39 *z*). An Zerzupfungspräparaten ergeben sie sich als sternförmige, platte, verlängerte Zellen, die ihrerseits ebenfalls ein dichtes, zwischen den Drüsen ausgespanntes Netz bilden (Taf. 16 Fig. 38 *z*). Welche Bedeutung dieses Netz hat und ob man den Zellen eine nervöse Natur zuschreiben darf, ist gewiss schwer zu entscheiden; möglich wäre es, dass sie als nervöse Elemente in Beziehung zu der Function der Drüsen stehen.

Auf die Frage: woher kommen, wie entstehen die beschriebenen Drüsen? ist es viel leichter eine bestimmte Antwort zu geben. Die entgegengesetzte, dorsale Fläche des Fangfadens (Taf. 16 Fig. 39 *Dr.ep*) ist nämlich von einem eigenthümlichen Epithel bedeckt. Breiten wir ein Stück davon aus, so finden wir, dass am Grunde Nesselorgane (Taf. 16 Fig. 45 *NC*) liegen, die von einer großblasigen Epithelialschicht überzogen sind. Jede Zelle enthält eine kleine Vacuole, die mit einer Schleimsubstanz erfüllt ist, einen Kern, der homogen ist, das Licht stark bricht und sich intensiv färbt, und Pigment, das sich wie gewöhnlich in Alkohol löst. Indem sich dieses drüsige Epithel von der Dorsalfläche aus lateral ausbreitet, geht eine starke Veränderung mit ihm vor: die Zellen werden viel höher, verlieren ihr Pigment; zugleich dehnen sich ihre Vacuolen mehr und mehr aus und füllen sich mit schleimiger Substanz, welche wahrscheinlich auch chemisch verändert ist, da sie

Digitized by Google

sich früher nur ganz wenig, jetzt hingegen intensiv färbt. Nach und nach verwandelt sich so das niedrige dorsale Epithel in die hohe mucöse ventrale Drüsenschicht (vgl. Taf. 16 Fig. 40; die Drüsenzellen sind hier vom Drucke des Deckgläschens abgeflacht und daher breit). Die sonderbaren Drüsen der Ventralseite sind also nichts Anderes als veränderte Epithelialzellen.

Unter dem Epithel der Dorsalseite liegen Nesselorgane, die sich ebenfalls ganz merkwürdig verhalten. Jede Nematocyste hat ein stabähnliches Aussehen, ist ganz cylindrisch und an den Ecken abgerundet (Taf. 16 Fig. 45 *N*); sie sitzt nicht frei, sondern ist in eine hyaline Kapsel eingeschlossen (*NC*). Letztere sind zierlich und stehen dicht neben einander, so dass das ganze Gebilde eine wabenartige Form erhält. Die Existenz von besonderen, für die Nesselorgane dienenden Behältern ist schon früher angegeben worden, so von F. E. Schulze für *Cordylophora*[1], von Chun[2] für die Siphonophoren und von mir selbst[3] für *Myriothela phrygia*. Der Hauptunterschied besteht in einer stärkeren Entwicklung der Hülle, welche hier, wie wir gesehen haben, Cylinderform angenommen hat. An diesen Cylindern ist übrigens noch etwas ganz Eigenthümliches zu sehen: jeder verlängert sich in eine Röhre, die durch die Epithelialdrüsenschicht hindurch nach außen dringt (Taf. 16 Fig. 45) und an der Oberfläche wie abgeschnitten ist. Jedem Cylinder sind zwei Zellen eigen, welche dem oberen und unteren Ende ansitzen. Die obere befindet sich, wie ganz klar zu sehen ist, im Inneren des Cylinders, liegt seinen hyalinen Wandungen dicht an und verlängert sich nach oben in einen Plasmafaden, der durch das Rohr nach außen ragt und so die sogenannten Cnidocils des ganzen Gebildes ausmacht. Am Grunde des Nesselstranges, rechts und links von der Mittellinie, sind die Cylinder an den zwei schon erwähnten elastischen Schnüren befestigt (Taf. 16 Fig. 45); die übrigen sitzen unmittelbar auf den vielkernigen Zellen, welche die elastischen Hauptbänder umwickeln (Taf. 16 Fig. 42). Ich füge noch hinzu, dass die großen Nesselkapseln, welche die zwei Laterallinien des Nesselstranges

---

[1] Fr. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig, 1871.

[2] Chun, Die mikroskopischen Waffen der Coelenteraten. Zeitschrift »Humboldt«. Bd. I.

[3] Korotneff, Versuch einer vergleichenden Untersuchung der Coelenteraten. Nachrichten Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss. etc. Moskau. Bd. XXVII (russisch).

Digitized by Google

bilden (Taf. 16 Fig. 43), ganz anders angeheftet sind: sie stecken nämlich nach innen nicht mit dem breiten Basaltheile, sondern mit der Spitze, gerade wo die Öffnung des Nesselorgans sich befindet. CLAUS[1] erwähnt zwar, dass an dem großen Nesselorgane von *Halistemma tergestinum* sich anstatt eines einzigen Cnidocils ein zarter, kegelförmiger, langgestreckter Zapfen erhebt, hat aber nicht erkannt, dass die Nesselorgane sich mit diesem Zapfen unmittelbar anheften. Denselben Zapfen habe ich bei *Halistemma rubrum* und *Physophora* immer gefunden und mit diesem Theile heftete sich die Nematocyste dem Nesselstrange an. Die große Nematocyste ist hier mehrzellig, die Kerne der sie bildenden Zellen zeigen sich als intensiv gefärbte Punkte an der Oberfläche.

Was die Function der ganzen Bildung betrifft, so wird sie erst nach einer vergleichenden Beschreibung der Nesselknöpfe bei verschiedenen Siphonophorengattungen verständlich werden.

Als eine Complicirung erscheint das Vorkommen eines Involucrums am Nesselknopfe, das ich bei *Agalma Sarsii* beobachtet habe (Taf. 17 Fig. 74). Es besteht aus großen polyedrischen Zellen, die beim jungen Nesselknopfe mit Cilien besetzt sind. Ferner finden sich hier noch zwei besondere Bildungen vor; ich meine den spindelförmigen Stiel und die Endblase mit den Endtentakeln. Der Stiel ist eine unmittelbare Fortsetzung des Centralcanales des secundären Fangfadens und besteht aus knorpeligen Entodermzellen, welche das Lumen des Stieles ganz ausfüllen und von außen in die Membrana propria eingehüllt sind. Das elastische Hauptband ist ebenfalls etwas verschieden — es ist stark ausgedehnt und macht verschiedene Schlingen, die an dem Nesselstrang vermittels einer bindegewebigen Membran befestigt sind (Taf. 17 Fig. 55 *Bg*). An dem Bande sind vier Abtheilungen zu sehen. Ohne diesen Gegenstand ausführlich zu beschreiben, was schon KEFERSTEIN und EHLERS gethan haben[2], erwähne ich nur, dass der mittlere Theil des Bandes eine verdickte Wandung besitzt (Taf. 18 Fig. 76), die aus grobkörnigen, saftigen Zellen besteht; diese gehen nach unten unmerkbar in Drüsen über, die aber nur auf der einen Seite des Bandes vorkommen (Taf. 18 Fig. 77 *Dr*) und den verlängerten schlauchförmigen Drüsen von *Halistemma* zu vergleichen sind. Auf der anderen Seite des Bandes sind einfache, platte, ebenfalls grobkörnige Zellen zu sehen. Im Hauptband von *Agalma Sarsii* kennt man schon längst besondere

---

[1] CLAUS l. c., p. 40.

[2] KEFERSTEIN und EHLERS, Zoologische Beiträge. Leipzig, 1861. p. 8.

Digitized by Google

hakenförmige Einlagerungen, die zuerst von CLAUS[1] beschrieben wurden (Taf. 17 Fig. 69 u. Taf. 18 Fig. 76). KEFERSTEIN und EHLERS stimmen mit LEUCKART[2] darin überein, dass sie dieselben für das Bild eines in scharfen Windungen gelegten Fadens halten. Dagegen kann ich die Angaben von CLAUS völlig bestätigen: wir haben es hier mit wirklichen homogenen, hakenförmigen Bildungen zu thun, die aber keine Kalksalze enthalten und bereits nach Einwirkung von schwachen Säuren rasch verschwinden. Oben, an der Wurzel des Nesselknopfes, ist auch eine Drüsenzellenmasse zu sehen (Taf. 17 Fig. 74 *Drm*).

Was den Endapparat (Blase und Tentakel) angeht, so haben schon KEFERSTEIN und EHLERS[3] erwähnt, dass die Blase selbst sehr contractil ist; zieht sie sich zusammen, so dehnen sich ihre Tentakel gewaltig in die Länge, bis sie die Länge des Nesselknopfes mehrere Male übertreffen. Die Contraction der Blase wird von den Ringmuskeln verursacht, die in ihrem Ectoderm vorkommen. Die Endtentakel sind etwas complicirter gebaut: an ihnen unterscheidet man einen runden Stiel und abgeflachten Kopf. Im Entoderm sind Ringmuskeln, im Ectoderm Längsmuskeln vorhanden; die Zahl der letzten ist gering und übertrifft nicht fünf; aber die fünf Muskelfibrillen sind stark und dehnen sich vom Anheftungspunkt des Tentakels bis zum Endknopf aus (Taf. 18 Fig. 78). Die Structur dieser Fibrillen ist besonders lehrreich: jede einzelne Muskelzelle bildet eine Nesselkapsel aus, was wir auch bei vielen anderen Siphonophoren sehen werden. Diese Beobachtung bestätigt in evidentester Weise das von CHUN[4] und JICKELI[5] aufgestellte Postulat über die muskulöse Natur der die Nesselorgane bildenden Zellen. Jede Nessel-Muskelzelle wird von einem Cnidocil begleitet, was gewiss das mechanische Princip der ganzen Bildung am einfachsten erklärt: das Tasten vermittels des Cnidocils bewirkt die Zusammenziehung des Tentakels und das Schleudern der betreffenden Nesselorgane. Der Kopf des Endtentakels hat keine Nesselorgane, sondern besteht aus lauter Drüsenzellen.

Bei *Physophora* ist sowohl eine Fortentwicklung als auch eine Rückbildung zu finden; die erste besteht in einer starken Ausbildung

---

[1] CLAUS, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

[2] LEUCKART, Archiv für Naturgeschichte. 1854. p. 326.

[3] KEFERSTEIN und EHLERS l. c.

[4] CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anzeiger Nr. 99.

[5] Carl JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. Morpholog. Jahrbuch. VIII. Bd. 1883.

Digitized by Google

des Involucrums, das den ganzen Nesselknopf umwächst, die zweite äußert sich im Verluste des Endfadens, der nur im embryonalen Stadium zu finden ist. Durch die unregelmäßige Umwachsung des Nesselstranges seitens des Involucrums liegt der Anheftungspunkt des Nesselstranges am Scheitel des Nesselknopfes. Von diesem Punkte aus ziehen vier Stränge längs der ganzen inneren Fläche des Involucrums (Taf. 16 Fig. 47 *en.m*): es sind Zellbildungen, die in verschiedener Weise verzweigt und verwachsen und am Rande von ganz gewöhnlichen Epithelialzellen begrenzt sind (Taf. 16 Fig. 44 *en.m*). Physiologisch wirken die Stränge wie Muskeln und rufen bei ihrer Zusammenziehung eine Zersprengung des Involucrums und damit eine Befreiung des Nesselstranges hervor. Noch bleibt zu erwähnen, dass der Nesselstrang im Inneren durch ein Paar zelliger verlängerter Bänder (*b'*) dem Involucrum angeheftet ist. Was die feinere Structur des eigentlichen Nesselknopfes betrifft, so ist sie fast ganz wie bei *Halistemma*. Wir unterscheiden auch hier im Inneren vier elastische Schnüre (zwei große und zwei kleine), an deren einer Seite hyaline Cylinder mit Nesselorganen angeheftet sind, an deren anderer aber besondere Drüsen liegen, welche indessen nicht so stark entwickelt sind, wie bei *Halistemma*. Hier fanden wir, dass die vielkörnigen Gürtelzellen unmittelbar die Hauptbänder (große Schnüre) umfassten, bei *Physophora* dagegen sehen wir eine Zwischenschicht von flachen pflasterähnlichen Zellen, die den Hauptbändern dicht anliegen (Taf. 16 Fig. 46 *Bz*). Die Gürtelzellen haben auch eine besondere Form — sie sind nicht polyedrisch (*Gr*) und besitzen einen einzigen Kern, der dem inneren Ende der Zelle dicht anliegt und so an den Kern der benachbarten entsprechenden Zelle anstößt; in dieser Weise bekommen wir zwei Reihen Kerne, welche die Mittellinie der ganzen Bildung einnehmen.

Um den Typus, dem *Physophora*, *Halistemma* und *Agalma* in Bezug auf die Structur des Fangfadens angehören, zu beenden, muss ich noch erwähnen, dass der Endfaden von *Halistemma* aus lauter Muskelfibrillen zusammengesetzt ist, deren Muskelzellen die epitheliale Oberfläche des Fangfadens bilden und eine Menge Nesselkapseln in der Art, wie wir es bei den Endtentakeln von *Agalma Sarsii* gesehen haben, beherbergen.

Am sonderbarsten und dazu am schwersten begreiflich ist die Form des Nesselknopfes, welche wir bei einer ganzen Gruppe (*Hippopodius*, *Praya*, *Epibulia*, *Forskalia*, *Abyla* und *Diphyes*) vorfinden. Dieser charakterisirt sich dadurch, dass er einen bohnen- oder nierenförmigen Körper darstellt. Gewöhnlich ist er mit einem einfachen Endfaden ver-

Digitized by Google

sehen; sein Stiel hat eine sehr verschiedene Länge (bei *Hippopodius* sehr kurz, bei den Diphyiden sehr ansehnlich) und ist immer außerordentlich contractil. Wir beginnen unsere Beschreibung mit *Hippopodius* (Taf. 17 Fig. 71). Der Knopf (Fig. 71) trägt hier an seiner Basis einen schwanzähnlichen Endfaden; seine Oberfläche ist mit Flimmercilien bedeckt und besitzt dabei zweierlei Nesselkapseln: kleinere, die den Scheitel umgeben und in vier Reihen angeordnet sind, und acht größere, welche die beiden Seiten des Knopfes bedecken. Innerlich besteht der Knopf aus einem blasigen Entoderm; und was besonders bemerkenswerth ist, in einer inneren blasigen Auftreibung kommen einige (2 oder 3) lichtbrechende Concremente (*Cn*) vor, die früher nirgend Erwähnung gefunden haben. Ihre Oberfläche ist etwas roh und zackig. Erwähnen muss ich auch noch die Thatsache, dass der Knopf ganz blass und farblos ist. Der Farbstoff hat, wie wir später erörtern werden, eine gewisse Beziehung zur Empfindung, und desswegen ist es nicht unmöglich, dass die Concremente hier den Farbstoff ersetzen und mit ihrem stärkeren Lichtbrechungsvermögen der Empfindung dienen, obwohl ich gestehen muss, dass ich in ihrer Nähe keine Zellenanhäufung gefunden habe, der ich eine Nervennatur zuschreiben könnte. Wenn wir aber den ganzen Knopf, und das mit vollem Rechte, als Tastorgan ansehen, so ist ein directer Zusammenhang eines lichtbrechenden Körpers mit Nervenzellen nicht absolut nöthig[1].

An der Basis des Knopfes ist innerlich ein schlingenförmiges Band zu sehen (Taf. 17 Fig. 71 *EB*), das vom Stiele herkommt und hier einen Knäuel bildet. An derselben Stelle seitlich, unter dem Endfaden, befindet sich eine Anschwellung, welche aus cylindrischen Wimperzellen aufgebaut und scharf von der inneren Entodermmasse getrennt ist; ich glaube auch am Grunde derselben eine Punktsubstanz gefunden zu haben; ob es aber Fibrillen sind, kann ich nicht bestimmt sagen. Alles bis jetzt Beschriebene kann an einem unverletzten Knopfe ohne weitere Manipulationen gesehen werden; für die Erforschung der feineren Structur sind aber Zerzupfungen unvermeidlich. Diese lehren, dass im Basaltheile des Knopfes nicht ein, sondern zwei elastische Bänder vorhanden sind, die hier aber nicht, wie man glauben möchte, blind endigen, sondern sich weiter zwischen dem Flimmerepithel bis zum äußersten Punkt der kleinen Nesselorgane hinziehen und hier in einander übergehen; mit anderen Worten: das ganze Gebilde ist eine elastische Schlinge, die

[1] So ist z. B. im Auge die Linse von den Nervenelementen ganz getrennt.

Digitized by Google

unter der Außenfläche des Knopfes verläuft (Taf. 17 Fig. 72). Am Stiele sind diese Bänder dünn, um sich allmählich in der Richtung der Schlingen zu verdicken. Ein solches Band (vgl. die Zeichnung) verläuft wellenförmig und trägt auf jeder Hälfte zwei Reihen Nesselkapseln; von diesen sitzen die einen in den Hervorragungen, die anderen in den Einsenkungen des Bandes (Taf. 17 Fig. 72). Die kleinen Nesselorgane werden von Zellen begleitet und sind an dem Bande vermittels der Öffnungsenden befestigt (Taf. 16 Fig. 48). Die Umbiegungsstelle des Bandes trägt stielartige Auswüchse (Taf. 17 Fig. 72), die sich am freien Ende zu tellerartigen Postamenten für die großen Nesselkapseln erweitern. Die Entladung der großen Nesselorgane kann nur nach dem Freiwerden derselben geschehen, weil diese Kapseln vermittels ihrer Öffnungsenden dem Postament aufsitzen. Während im Centrum des Fangfadenstieles die elastischen Bänder verlaufen, ist er außen von Muskelepithel bedeckt, dessen Fibrillen sich von der Basis des Knopfes abtrennen und ein gemeinsames Endfadenbündel bilden; bei Zerzupfung dieses Anhanges sieht man, dass seine Muskelfibrillen in bestimmten Intervallen Muskelzellen durchsetzen (Taf. 17 Fig. 68); jede Zelle enthält Nesselkapseln, und zwar die eine jedes Mal zwei ellipsoidale, die folgende jedes Mal eine einzige runde. Jede Nesselkapsel wird wie gewöhnlich von einem Cnidoblast begleitet.

Wie bei dem ersten Typus, wo der Nesselknopf eine verlängerte Form hat, *Physophora*, *Agalma* u. A. in Betreff des Fangfadens eine Veränderung oder Complicirung der Form zeigen, die wir bei *Halistemma* beschrieben haben, so werden wir auch beim zweiten Typus, wo der Knopf compact ist, sehen, dass bei den jetzt noch zu besprechenden Formen der Knopf sich in seinem Bau auf den von *Hippopodius* zurückführen lässt. So finden wir bei *Praya maxima* ihn noch der Grundform fast gleich; die einzige Abweichung besteht hier darin, dass der Stiel an der Basis des Knopfes eine sackartige Erweiterung bildet, die einen Theil des Knopfes verbirgt (Taf. 17 Fig. 56); der Endfaden entspringt ebenfalls vom Basaltheile, ist aber wegen der erwähnten Veränderung in der Lage des Knopfes selbst etwas höher gelegen. An diesem finden wir drei Arten von Nesselkapseln: große, kleine und eiförmige; am interessantesten sind die letztgenannten: sie sitzen wie Weintrauben an Stielen (Taf. 17 Fig. 58) und strahlen alle in zwei Richtungen von einem gemeinsamen Punkte aus. Die Oberfläche des Knopfes wird von einem Epithel gebildet, in welchem nadelförmige Bildungen zerstreut sind. Es löst sich leicht ab, und seine Zellen verlieren hierbei ihren Charakter und erscheinen als Plasmaklumpen (Taf. 17

Digitized by Google

Fig. 57), in welchen die erwähnten Nadeln vorkommen; ein leichtes Zerfließen derselben beweist, dass sie rein plasmatischer Natur sind.

Eine höchst sonderbare Erscheinung haben wir in dem Nesselknopfe einer *Praya* vor uns, die eine neue Art darstellt, und die ich in der Bucht von Villafranca einige Male gefunden habe[1]. Im Typus ist er dem von *Praya maxima* gleich (Taf. 18 Fig. 79); nämlich oben, am Grunde des Endfadens, kommen drei Büschel gestielter Nesselkapseln vor, deren Stiele alle von einem gemeinsamen Knoten ausgehen (Taf. 18 Fig. 80). Die zwei oberen Büschel bestehen aus separaten Stielen, das untere hat einen gemeinsamen Stiel, der Zweige zu den einzelnen Kapseln abgiebt. Ganz oberflächlich in dem Gebiete dieser Nesselkapseln liegt eine grobkörnige Zelle (*ep.n*), von der Plasmafäden nach allen Richtungen ziehen, um sich zu den Nesselkapseln und ihren Stielen zu wenden; jeder Faden heftet sich unmittelbar der Nesselkapsel an der Wurzel des Stieles an. Der Lage nach ist es eine Epithelialzelle; ihre Beziehung zu den Nesselkapseln beweist aber, dass wir es hier mit einer viel wichtigeren physiologischen Bildung zu thun haben. Wir wissen schon, dass Epithel und Nerven einander nahe verwandt sind, und desswegen dürfen wir die in Rede stehende Zelle als nervös auffassen: sie beherrscht alle Nesselkapseln, und ihre Wirkung verursacht wahrscheinlich die Entladung derselben. Hier wäre noch der sonderbaren Thatsache zu gedenken, dass von derselben Zelle der umfangreichste Zweig (Taf. 18 Fig. 80 *Nf*) zu dem elastischen Bande abgeht; dieser Zweig hat eine cylindrische Form, ist kurz und endet an der Oberfläche des Bandes mit einer leichten Anschwellung. Das elastische Band ist also demselben Impulse unterworfen wie die Muskelstiele der übrigen Nesselkapseln — eine Thatsache, die wir später beurtheilen werden.

Nach den beschriebenen Verhältnissen des Nesselknopfes ist es gewiss unmöglich zu entscheiden, wie sich diese Einrichtung hervorgebildet hat und woraus die Muskelstiele entstanden sind. Wollen wir nach dem Principe der Entstehung des Nervengewebes im Stamme urtheilen, so können wir annehmen, dass die Nervenepithelialzelle zugleich eine Muskelzelle ist, welche die Muskelstiele erzeugt hat. Ob aber die Nesselorgane eigene Ursprungszellen, die völlig zu Grunde gegangen sind, gehabt haben oder mit den Muskelstielen desselben Ursprunges sind, was mechanisch etwas schwer zu verstehen ist, kann nur dann entschieden werden, wenn die Histogenese des Nesselknopfes bekannt wird.

[1] Die Beschreibung dieser neuen *Praya* wird an einem anderen Orte stattfinden.

Digitized by Google

Einen höchst eigenthümlichen Nesselknopf zeigen uns *Epibulia* und *Forskalia*; bei diesen Formen kommt es nicht zu einer Zersprengung, sondern zu einer Auseinanderrollung. Taf. 16 Fig. 52 stellt einen Knopf dar, der sich in eine Nesselplatte verwandelt hat. Längs der Platte verläuft, eine Schlinge bildend, das elastische Band, und an ihm sind verschiedene Nesselorgane befestigt. Von diesen giebt es große und kleine; und wie bei *Hippopodius* sind die ersteren längs der Platte angesteckt, während die anderen kranzartig am äußersten Ende der Platte sitzen. Die kleinen Nesselorgane stehen in vier Reihen und hängen an dem elastischen Bande nicht mit dem Vorderende, wie wir es bei *Hippopodius* gesehen haben, sondern mit der Basis, können sich also entladen, ohne von dem Bande abgetrennt zu sein (vgl. Taf. 16 Fig. 52). Das Entgegengesetzte gilt für die großen Endkapseln, die sich mit dem Vorderende anheften: sie können sich nur nach ihrer Abtrennung entladen. Diese Einrichtung der Nesselplatte macht die Zersprengung des Nesselknopfes unnöthig: der Nesselknopf kann sich der Beute bemächtigen, indem er sich entrollt und seine kleinen Nesselkapseln entladet. Die großen Nesselkapseln sollen eben nur in die Ferne wirken. Die *Epibulia* schießt mit ihnen und nachher überwältigt sie die Beute mit der übriggebliebenen Platte. Das elastische Band macht, bevor es in die Platte gelangt, zickzackförmige Umbiegungen (Taf. 16 Fig. 52 *EB*), die eine Verdickung des Fangfadens verursachen; darauf theilt es sich in zwei Schnüre, die sich spiralig um einander winden und dann die schon erwähnte Schlinge bilden. Bei der größten Anstrengung der Gebilde können sich die Umbiegungen und die Spirale aus einander wickeln — es ist also eine Reserve der kinetischen Kraft. Am Endpunkte des Nesselknopfes finden wir eine Veränderung des Epithels (Taf. 16 Fig. 52 u. Taf. 17 Fig. 73 *Dr.p*); hier verwandelt es sich in eine Drüsenplatte, zeigt also dieselbe Tendenz, die wir am stärksten bei *Halistemma* ausgesprochen gefunden haben. Was den Endfaden betrifft, so ist er in Allem denen gleich, die wir schon oben beschrieben haben; er wird also von den Muskelfibrillen des Fangfadenstieles gebildet und schließt in seinen Muskelzellen Nesselorgane ein. Dieselben Verhältnisse liegen bei *Forskalia* vor: ihre Nesselknöpfe sind denen von *Epibulia* vollständig gleich; auch gehen bei ihrer Sprengung die Nesselorgane nicht aus einander, sondern bleiben der Nesselplatte angeheftet. Der einzige Unterschied liegt in der Platte selbst, in so fern sie die von *Epibulia* drei- bis viermal an Größe übertrifft. Alle übrigen Siphonophoren zeigen sehr ähnliche Verhältnisse, wie die beschriebenen; ich erwähne nur, dass es bei *Abyla pentagona* leicht zu sehen ist, dass der Entodermcanal an der Basis

Digitized by Google

des Nesselknopfes blind endet (Taf. 18 Fig. 81), während die Stützlamelle direct in das elastische Band übergeht. Dieses ist auch etwas merkwürdig gebaut: es besteht, wie schon LEUCKART[1] hervorgehoben hat, aus einer einzigen quergestreiften platten Schnur (Taf. 17 Fig. 66 *sn*), das in eine Scheide mit etwas breiteren Querstreifen eingewickelt ist. Diese Streifung gab mir die Idee ein, dass wir es mit quergestreiften Muskeln zu thun haben, indessen ist dies nicht richtig, denn im polarisirten Lichte zeigt sich keine Doppelbrechung.

Bevor ich mich auf Grund der gemachten Beobachtungen zu allgemeineren Betrachtungen wende, möchte ich noch einige vereinzelte Thatsachen erwähnen, die ich gelegentlich ermittelt habe. Bei der Untersuchung einer ausgebildeten Siphonophorenlarve, die ich für eine *Forskalia*-Larve halte, fand ich sonderbare Beziehungen des Cnidocils zu der unterliegenden Zelle. Am lebenden Nesselknopfe derselben habe ich mich nämlich davon überzeugt, dass längs des Cnidocils ein Plasmakügelchen, welches der unterliegenden Zelle angehört, hin und her läuft (Taf. 16 Fig 53 *Pk*). Dieselbe Thatsache lässt sich oft an Geißeln verschiedener Entodermzellen sehen und gestattet uns somit, die Cnidocils auch als constante Geißel anzunehmen. Die Cnidocils können eine sehr bedeutende Größe erreichen, wie wir bei einer jungen *Agalma* (?) sehen, wo sie lange Borsten sind, die vom oberen Theil des Nesselknopfes steif abstehen (Taf. 17 Fig. 54).

CHUN[2] hat bei *Physalia* gesehen, dass der Stiel der Nematocysten quergestreift ist und dass die Nesselkapselzellen ein Plasmanetz um die Kapsel bilden, dessen Ausläufer ebenfalls quergestreift sind[3]. Derartige Einrichtungen habe ich bei den von mir untersuchten Siphonophoren nicht gesehen, aber in den embryonalen Deckstücken einer *Halistemma*-Larve fand ich Nesselkapseln, die auf Taf. 17 Fig. 59 abgebildet sind. In einer Vertiefung sitzt hier wie gewöhnlich an einem Stiele eine Nesselkapsel. Der Stiel ist nicht eine einzelne Fibrille, sondern ein Bündelchen, das beim Eintritte in die Nesselkapselzelle divergirt.

Es bleibt mir noch Einiges über die Structur des Fangfadenstieles

[1] LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. p. 21.

[2] CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. Nr. 99.

[3] In der vorläufigen Mittheilung von CHUN scheint mir die Angabe sonderbar, dass die Plasmaausläufer der Nesselzelle quergestreift sind; im Muskel ist es gewöhnlich die Fibrille, welche eine Querstreifung hat, die Ausläufer einer Zelle haben sie nie.

Digitized by Google

zu sagen. Am Hauptfaden sieht man immer einen Centralcanal, ein Entoderm, eine mächtige Stützlamelle und ein muskulöses Ectoderm. Am secundären Faden ist die Sache etwas anders: hier kann der Centralcanal fehlen und im Inneren sieht man nur eine verdickte, schnurartige Stützlamelle. So liegt auf dem Querschnitte eines secundären Fangfadens von *Forskalia* (Taf. 17 Fig. 70) im Centrum die Stützlamelle oder das elastische Band (*EB*), das sich, wie gesagt, in der Nähe des Nesselknopfes in zwei Schnüre theilt, welche die Schlinge des Knopfes bilden. Das elastische Band des Fangfadenstieles giebt Radialblätter ab, welche mit feinen Muskelfibrillen besetzt sind. An der Fig. 70 oben ist das Gebilde mit einfachen Epithelial-Muskelzellen (*ep.m*) besetzt; das gilt aber nur für die dorsale Fläche, denn ventral sind keine Radialblätter zu sehen, auch enthält hier die Ectodermschicht große saftige Zellen. Wo die Stützlamelle in das elastische Band des Knopfes übergeht, trennen sich die Muskelfibrillen ab und bilden den Endfaden.

Bei der Contraction des Fangfadens ist gewöhnlich zu bemerken, dass die Zusammenziehung des secundären Fadens diejenige des Hauptfadens hervorruft; indessen können sich jene auch ganz selbständig zusammenziehen, ohne eine bemerkliche Wirkung auf den Hauptfaden auszuüben. An der Anheftungsstelle eines secundären Fangfadens an den Hauptfaden habe ich bei *Epibulia* eine Anhäufung von Ectodermzellen gefunden (Taf. 17 Fig. 75), die möglicherweise einen selbständigen Impuls zur Contraction des secundären Fadens geben.

Hier möchte ich nochmals hervorheben, dass gewiss eine nahe Verwandtschaft des elastischen Bandes mit einer Muskelfibrille existirt, denn die Verhältnisse der Nesselkapseln zu dem elastischen Bande einerseits und zu den Muskelfibrillen andererseits sind fast die gleichen.

Nach den Beobachtungen von KOWALEVSKY über die Entwicklung von Coelenteraten[1] und nach meinen eigenen über die Structur der *Lucernaria*[2] ist die Stützlamelle eine entodermale Bildung; als solche soll auch das elastische Band als directe Fortsetzung der Stützlamelle angenommen sein. Leider ist mir die Histogenese des Nesselknopfes unbekannt geblieben. Es lohnt sich wohl, die Aufmerksamkeit auf die Entstehung der Nesselorgane, die mit dem elastischen Bande

---

[1] KOWALEVSKY, Entwicklung der Coelenteraten. Nachrichten der Gesellsch. Freunde Naturw. Moskau (russisch). Bd. X. Theil 2.

[2] KOROTNEFF, Versuch einer vergleichenden Untersuchung der Coelenteraten. *Lucernaria*. Ibid. 1876. Bd. XVIII. Theil 3.

Digitized by Google

verbunden sind, zu richten. Entstehen sie nicht, wie das elastische Band aus dem Entoderm? Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Muskelfibrillen des Endfadens mit den ihnen anhaftenden Nesselkapseln dem Ectoderm angehören, so ist die entodermale Entstehung der Bandnesselorgane, welche zu dem elastischen Band gerade in denselben Verhältnissen stehen, wie die des Endfadens, sehr plausibel. Diese Vermuthung kann theilweise durch die Thatsache bewiesen sein, dass die Nesselkapselschicht des Nesselknopfes von einer mächtigen Drüsen-Zellenlage bedeckt ist, die man vielleicht als die wahre Ectodermschicht anzusehen hätte, so dass die ganze innere blasige Masse mit der ihr aufliegenden Nesselschicht entodermal sein würde. Von diesem Standpunkte aus sind wir genöthigt im Nesselknopfe den ganzen Endfaden und die den eigentlichen Nesselknopf überziehende Drüsenschicht als ectodermal, das elastische Band aber mit seinen Nesselorganen als entodermal anzusehen. Das elastische Band darf also in diesem Sinne als eine Muskelbildung figuriren.

Über die physiologische Bedeutung des elastischen Bandes möchte ich Folgendes hinzufügen: In meiner oben erwähnten Arbeit habe ich betreffs der Stützlamelle (in einem beliebigen Hydroidenorganismus) die Meinung ausgesprochen, dass wir sonderbarerweise bei den Hydroiden nur Muskeln, die als Flexoren angesehen werden müssen, vorfinden und desswegen die Stützlamelle als einen Extensor betrachten müssen. Diese Bedeutung der Stützlamelle und selbstverständlich auch des elastischen Bandes müssen wir auch für den Nesselknopf festhalten. Es kann meiner Meinung nach keinem Zweifel unterliegen, dass das elastische Band als ein Extensor dient, welcher die Zersprengung des Nesselknopfes hervorruft und dass der Impuls zu dieser Action die Empfindung ist, welche vermittels der Cnidocils von dem Nesselknopfe aufgenommen wird.

Merkwürdig erscheint die Thatsache, dass die Nesselknöpfe, welche für die mikroskopische Bevölkerung des Meeres so gefährlich sind, zugleich so bunt gefärbt erscheinen. Theoretisch sollten Bildungen, wie die Nesselknöpfe, möglichst wenig sichtbar sein; aber hier ist das Gegentheil der Fall: bei den einen sind die Nesselknöpfe ziegelroth oder intensiv rosa, bei anderen dunkelbraun oder sogar blau u. s. w. Diese Thatsache kann man erstens dadurch erklären, dass wahrscheinlich der größte Theil der Organismen, welche den Siphonophoren zur Beute fallen, die Farben als solche gar nicht wahrnehmen; zweitens mag das farbige Pigment hier in derselben Weise, wie in den Pigmentaugen verschiedener Thiere wirken, indem es die Wärmestrahlen ab-

Digitized by Google

sorbirt, was wohl eine erhöhte Empfindlichkeit der Nesselknöpfe herbeiführt. Vielleicht dürfen wir auch bei Besprechung der Function des Fangfadens das starke Lichtbrechungsvermögen der Nesselorgane nicht außer Acht lassen; die Empfindlichkeit wird dadurch ohne Zweifel auch entschieden verstärkt.

Pneumatophore.

Bei einigen Siphonophoren: *Halistemma*, *Agalma*, *Forskalia*, *Physophora*, *Rhizophysa*, *Apolemia* u. A. unterscheidet man am apicalen Pole des Stammes eine Auftreibung, die mit einer halsartigen Verdünnung sich in den Stamm fortsetzt und im normalen Zustande gewöhnlich über die Schwimmglocken frei nach außen hervorragt. Obwohl diese Bildung schon viele Male beschrieben wurde, so ist bis jetzt ihre feinere Structur doch noch nicht genügend bekannt, um wünschenswerthe Homologien daraus zu ziehen. Meist wird angenommen, das im Inneren der Luftkammer suspendirte Gebilde sei eine Duplicatur der äußeren Leibeswand, und man habe es hier mit einer Einstülpung der Stammeswand zu thun, gerade wie es mit Medusenknospen vorkommt, und zuletzt sei der Medusenschirmrand verwachsen und habe nur ausnahmsweise (bei *Rhizophysa*) eine Öffnung hinterlassen. Metschnikoff [1] betrachtet die Luftkammer ganz anders. Nach seiner Meinung ist die Pneumatophore der umgestülpte Schirm einer Meduse, deren Magenstiel dem Siphonophorenstamm homolog ist. Um seine Theorie annehmbar zu machen, erwähnt Metschnikoff der von ihm bei einer Meduse (*Dipurena*) beobachteten Thatsache, nämlich dass er am Magen derselben (gewiss ausnahmsweise) einen vollständig entwickelten Tentakel gefunden habe, der ganz den gewöhnlichen Randtentakeln derselben Meduse ähnlich war, aber sich genau an derselben Stelle befand, wo die Fangfaden bei den Siphonophoren gewöhnlich vorkommen. Was bei *Dipurena* als Anomalie zu betrachten ist, kann nach Metschnikoff bei den Siphonophoren eine normale Erscheinung sein. Die entgegengesetzte Meinung vertritt am besten Claus [2] in seinem letzten Werke über die Siphonophoren mit folgenden Worten: »Wohl würde man dem Entwicklungsmodus entsprechend die gesammte Pneumatophore als eine Art Schwimmglocke betrachten können, deren Knospenkern einen

[1] Metschnikoff, Die Siphonophoren und Medusen. in: Nachr. Gesellsch. Freunde Naturw. Moskau (russisch). 1871. Bd. VIII. Theil 1.

[2] Claus, Über *Halistemma tergestinum*. p. 19.

Digitized by Google

Epithelialbelag nebst innerer Cuticularmembran und Lufthöhlung anstatt des Muskelepithels eines vorn geöffneten, mit Wasser gefüllten Schwimmsackes erzeugt. Wir würden dann weiter die zwischen Luftsack und Pneumatophorenwand befindlichen, durch Septen getrennten Canäle den Radiärgefäßen gleichwerthig erachten, deren Zahl freilich keine constante bleibt.«

Um diesem Gegenstande in der richtigen Weise näher zu treten, musste ich zunächst den Bau der Pneumatophore so genau wie möglich untersuchen. Nun zeigt die feinere Structur derselben nicht nur nach den Gattungen, wie es schon CLAUS zeigte, sondern sogar nach den Arten mannigfache Verschiedenheiten. Es war daher wichtig, eine Form auszuwählen, bei der die Bestandtheile der Pneumatophore nicht degenerirt, sondern im Großen und Ganzen beibehalten sind; als solche betrachte ich *Forskalia ophiura*. Auf dem Querschnitte durch ihren Luftsack (Taf. 18 Fig. 82) sind sieben (nicht sechs, wie CLAUS behauptet) Radialcanäle (*rc*) zu sehen, die durch dünne Septen getrennt sind (*C.Sc*). Die äußere Wand ist die eigentliche Pneumatophorenwand, die innere die Luftkammerwand; die erste besteht aus Ectoderm, dessen Structur wir später beschreiben werden, und Entoderm, mit einer Stützlamelle dazwischen, von der dünne innere Radialauswüchse abgehen, welche sich zwischen den Entodermwandungen der Canäle hinziehen. Die Luftkammer, als eine Duplicatur der äußeren Wand, besteht aus denselben Schichten, aber in umgekehrter Folge: äußerlich Entoderm, innerlich Ectoderm, dazwischen die Stützlamelle. Ganz im Inneren, dem Ectoderm der Luftkammer unmittelbar anliegend, befindet sich eine dicke Cuticula, welche die sogenannte spröde Luftflasche bildet (Taf. 18 Fig. 82 *Ct*) und in ihrem Lumen wiederum merkwürdigerweise ein zelliges Gebilde (*gt*), das sogar aus zwei Schichten besteht. Von diesen setzt sich die äußere aus spindelförmigen, die innere aus gewöhnlichen prismatischen Zellen zusammen. Wenn wir diesen Querschnitt mit dem durch eine Meduse vergleichen, wozu wir alles Recht haben, so finden wir in Letzterem nur eine einzige Bildung, mit der sich die Schichten in der Luftflasche homologisiren lassen — ich meine den wahren Medusenmagen. Dieses Moment stößt die von METSCHNIKOFF aufgestellte Theorie um; der Siphonophorenstamm ist also keine dem Magen analoge Bildung, weil die Pneumotophore ihren eigenen verborgenen Magen besitzt. Um die Beziehung dieses provisorischen Magens zu der spröden Luftflasche zu begreifen, müssen wir einen Längsschnitt durch die ganze Pneumatophore untersuchen. Der provisorische Magen endigt am Scheitelpunkte der Pneumatophore blind,

Digitized by Google

bildet dagegen unten eine voluminöse Verdickung, eine Art Bulbus. An diesem (Taf. 18 Fig. 91) unterscheiden wir vier Schichten, von denen die beiden äußeren (*ec*) der eigentlichen Luftkammerwand entsprechen; in dieser Duplicatur besteht die dem Entoderm entsprechende Schicht aus prismatischen Zellen, die ectodermale aus spindelförmigen Elementen. Das innere zellige Gebilde, das wir dem Medusenmagen homologisirten, enthält eine spongiöse Masse (*en'*), die keine Zellgrenzen hat, und eine innere (*en*), die aus sehr verlängerten Elementen besteht[1]. Am Aufbau des Bulbus nimmt die Luftflasche keinen Antheil, sondern gleicht einem umgekehrten Topf, dessen verdickte Ränder (*Ct*) am Eingang in das Lumen des Bulbus aufhören. Die ganze Luftkammer erscheint wie eine Retorte, in welcher ein Gas aufbewahrt, vielleicht auch gebildet wird.

Wir können nun dazu übergehen, die Pneumatophoren anderer Siphonophoren, deren zuweilen complicirte Structur uns erst jetzt verständlich werden kann, möglichst genau zu beschreiben. Zunächst wäre hier die Pneumatophore von *Halistemma rubrum* zu erwähnen. An einem Querschnitte (Taf. 18 Fig. 83) sehen wir dieselben Verhältnisse mit nur geringer Veränderung der Theile wiederkehren; bei *H.* sind es nicht mehr sieben Canäle, wie bei *Forskalia*, sondern nur vier. Die Pneumatophore und die Luftkammerwand sind auch hier zweischichtig. Die innere Cuticula der Luftflasche ist ebenfalls vorhanden, aber sehr dünn; die Magenwand wird durch eine dünne Schicht repräsentirt, an welcher ich keine Zellgrenzen unterscheiden konnte, obwohl sie vorhanden sein werden, wie sich aus dem Bau des Bulbus ergiebt. An diesem (Taf. 19 Fig. 92) war ich im Stande, dieselbe Schichtenfolge zu unterscheiden wie bei *Forskalia*: von den vier Schichten (*en*, *ec* und *ec'*, *en'*) sind die beiden äußeren nur wenig, die beiden inneren mächtig entwickelt, und zwar ist von den letzteren die eine (*ec'*) durch Scheidewände in Kammern zerlegt, in welchen Zellen angehäuft sind. Die Luftflasche wird hier (wie bei *Forskalia*) durch zwei Verdickungen am Eingang in das fast fehlende Lumen des Bulbus (*ct*) vertreten. Hier ist gerade der Ort, die Beziehungen des Stammcanales zu den Radialcanälen der Pneumatophoren hervorzuheben. Diese münden nämlich in den Stammcanal, und die Scheidewände, welche die benachbarten Radialcanäle trennen, vereinigen die Pneumatophorenwand mit dem Bulbus (Taf. 19 Fig. 92 *sc*),

[1] Auf dem Schnitte (Fig. 91) scheint diese innere Zellenlage (*en*) mehrschichtig zu sein, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist; die Auflagerung der Zellen rührt von der verlängerten und gekrümmten Form der Zellen selbst her.

Digitized by Google

ragen von ihm aus frei in den Canal hinein, werden aber allmählich kleiner und verschwinden, wo der Canal schmal wird, gänzlich.

Bei *Apolemia* ist im Gegensatze zu den eben betrachteten Formen der Bauplan der Pneumatophore am einfachsten (Taf. 19 Fig. 93). Die Luftkammer ist nur als eine Duplicatur der äußeren Wand vorhanden, steht in keinem Zusammenhange mit der Pneumatophorenwand, sondern hängt ganz frei, nur oben am Scheitelpunkte angeheftet, in das Innere der Pneumatophore hinein. Scheidewände und Radialcanäle fehlen, eben so auch die spröde Luftflasche. Der Scheitelpunkt der Pneumatophore zeigt auf dem Schnitte (Taf. 19 Fig. 96) eine dicke Ectodermlage und darunter eine ansehnliche, structurlose Stützlamelle. Gerade im Scheitelpunkte verschmilzt die Stützlamelle der Pneumatophorenwand mit derjenigen der Luftkammerwand; hier sind auf dem Querschnitte blinde Ausstülpungscanäle des Entoderms vorhanden. Am Grunde der eigentlichen Luftkammer ist eine Einschnürung zu sehen, welche dieselbe, wie überall, in zwei Theile zerlegt. Der die Luftkammer umgebende Raum geht direct in den Canal des Stammes über. Sonach treffen wir in der Pneumatophore von *Apolemia* die einfachste, höchst primitive Form eines veränderten Medusenschirmes — eine durch Einstülpung entstandene Duplicatur, die keinen weiteren Veränderungen unterworfen ist.

Wir gehen jetzt zu zwei hinsichtlich der Structur der Pneumatophore sehr interessanten Formen über, zu *Physophora* und *Rhizophysa*. Für jene giebt Claus[1] acht Septen an, erwähnt aber, dass Koren und Danielssen[2] bei einer borealen *Physophora* 9 Radialstreifen (als Ausdruck der Septen) beschrieben haben. Eigenthümlicherweise finde ich bei *P. hydrostatica* ebenfalls neun; indessen ist eine solche Differenz, wie Claus richtig hervorhebt, ohne besondere Bedeutung, weil man den Gefäßverlauf als gar nicht typisch und beständig annehmen darf. Eine Reihe von Querschnitten durch die Pneumatophore hat mich gelehrt, dass sich in der oberen Hälfte keine eigentlichen Septen vorfinden, dass es vielmehr 9 Radialstreifen sind, welche, wie Koren und Danielssen richtig angeben (Taf. 18 Fig. 87), frei ins Innere hineinragen. Die Pneumatophorenwand ist, wie auch zu erwarten war, aus Ectoderm und Entoderm, die durch eine Stützlamelle geschieden sind, gebildet (Taf. 18 Fig. 88). Die Septen sind als Entodermduplicaturen entstanden (*sc*), in deren Innerem besondere blinde Canäle (*c*) vorkommen; diese besitzen

[1] Claus, Über *Halistemma tergestinum*. p. 20.

[2] Koren und Danielssen, Fauna littoralis Norvegiae. Part 3. 1877. Bergen.

Digitized by Google

eigene Wände und sind wahrscheinlich denen ähnlich, welche wir am Scheitel der Pneumatophore von *Apolemia* gefunden haben. Mit der Luftkammerwand sind die Septen in dem oberen Theile der Pneumatophore nicht vereinigt; die Luftkammerwand (Taf. 18 Fig. 89 *Lk*) hat wie gewöhnlich zwei Zellschichten, mit einer Stützlamelle dazwischen. Weiter nach unten zeigt die Pneumatophore eine etwas andere Structur: die Radialstreifen ragen viel weiter in das Innere und verschmelzen zuletzt mit der Luftkammerwand (Taf. 18 Fig. 89). In den Septen sind blinde Canäle, je weiter nach unten, desto mehr entwickelt und anstatt eines einzigen in der Dicke der Scheidewand findet man gewöhnlich zwei oder sogar drei, welche durch die Stützlamelle vereinigt sind (Taf. 18 Fig. 87, 88 u. 89). Im Centrum der Pneumatophore ist auch hier ein provisorischer Magen zu sehen, welcher außen von der spröden Cuticula der Luftflaschenwand bedeckt ist. Die Magenwand ist mehrschichtig (Taf. 18 Fig. 89 *M*) und enthält ebenfalls, wie die Septen, blinde Canäle. Sehr lehrreich zum Verständnisse des ziemlich complicirten Baues der Pneumatophore sind schief geführte Querschnitte, an denen man recht gut die Vereinigung von zwei Septen mit der Luftkammer sieht; hier ist die Verschmelzung der Septencanäle mit denen des provisorischen Magens deutlich zu sehen. In schematischer Darstellung müssen wir annehmen, dass in dem bei *Physophora* stark entwickelten Luftkammerbulbus ein geräumiges Lumen zu finden ist, von dem zwei Arten blinder Verzweigungen abgehen: äußere und innere. Jene dringen in die Septen ein, diese verbreiten sich in den Wandungen des provisorischen Magens (Taf. 18 Fig. 90). Hier bilden die Canäle stark verzweigte Bildungen, wie es in der Fig. 90 abgebildet ist. Des Vorkommens von Blindcanälen an der Pneumatophore, von denen wir so eben eine möglichst ausführliche Beschreibung gegeben haben, hat übrigens Claus in seinem letzten Werke über die Siphonophoren bereits gedacht.

Eine noch abweichendere Structur zeigt sich bei *Rhizophysa*. Waren schon bei *Physophora* die Septen nicht vollständig ausgebildet, so sind sie hier noch rudimentärer; dort sahen wir die blinden Canäle im Inneren der Septen, hier aber sind nur die Canäle vorhanden ohne jede Andeutung von Septen. Die Pneumatophore von *Rhizophysa* ist so gebaut, dass von der Luftkammer blinde, wurstförmige Auswüchse abgehen und sich hauptsächlich an dem unteren Ende der Kammer anhäufen. Ein Querschnitt durch die Pneumatophore vor dem Anfange der Luftkammer zeigt uns einen wahren Klumpen (Taf. 18 Fig. 84) von Canälen, die zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen. Das

Digitized by Google

Innere des Klumpens wird von besonders riesig großen und saftigen Zellen gebildet, deren große Kerne sich stark mit Carmin färben und kein Kernkörperchen enthalten. Diese Kerne sind so groß, dass sie, wie CHUN ganz richtig bemerkt[1], nach der Tinction mit bloßem Auge zu erkennen sind. Etwas höher finden wir, dass im Centrum eine Luftkammer vorkommt, die von den wurstförmigen Verdickungen umgeben ist. Oft verschmelzen diese mit einander und dann ist im Inneren eine große Zelle mit zwei Kernen zu sehen. Bei stärkerer Vergrößerung (Taf. 18 Fig. 86) findet man an der Pneumatophorenwand die gewöhnlichen drei Schichten, von welchen die innere Cilien trägt; dann folgt der blinde wurstförmige Canal, an dem wir im Inneren die riesengroße Zelle mit grobkörnigem Plasma und kolossalem Kern sehen. Von außen ist diese Zelle mit einer structurlosen Membran bekleidet, welcher eine Schicht spindelförmiger Zellen anliegt.

Stellen wir uns die Pneumatophore einer *Physophora* vor, welche die Septen gänzlich verloren, die blinden Septalcanäle aber behalten hat, so werden wir eine typische Pneumatophore von *Rhizophysa* bekommen. Nehmen wir ferner an, dass eine der Zellen, welche das Lumen des Septalcanales bekleiden, außerordentlich gewachsen ist, so werden wir schon keinen Unterschied mehr von *Rhizophysa* haben. Was die eigentliche Luftkammer betrifft, so finden wir bei *R.* vier Schichten (Taf. 18 Fig. 86): innerlich das geißeltragende Entoderm, dann die Stützlamelle, das Ectoderm aus spindelförmigen Zellen und endlich eine hyaline, sich schwach färbende Membran (*gt*), welche die Luftflasche bildet und in der kleine Zellen in reichlicher Menge zerstreut sind.

Ich möchte nun noch anhangsweise einzelne Thatsachen hervorheben, die ich zufällig bei verschiedenen kleinen Siphonophoren beobachtet habe. Bei einer jungen *Physophoride* (*Agalma Sarsii*?), deren Fangfaden ich in Fig. 54 (Taf. 17) abgebildet habe, hängt die Luftkammer (Taf. 19 Fig. 97) frei im Inneren der Pneumatophore; am Grunde der letzteren ist erstens eine stark lichtbrechende Cuticularschicht zu sehen, welche die eigentliche Luftflasche bildet, und ferner ein etwas gelappter cylindrischer Vorsprung (*gt*), der als Unterlage für den Luftballon dient und vielleicht nichts Anderes als ein rudimentärer Magenstiel ist. Von einer *Agalma*-Larve habe ich zu erwähnen, dass am Scheitel der Pneumatophore (Taf. 19 Fig. 98 *o*) eine deutliche Öffnung ist, die oben von einem Ectodermbelage bedeckt wird; von der Öffnung geht nach unten eine

[1] C. CHUN, Die Gewebe der Siphonophoren. II. Zool. Anz. Nr. 117.

Digitized by Google

Duplicatur der äußeren Wandung ab, um die sogenannte Luftkammer zu bilden.

Bisher habe ich so viel wie nichts über die Structur des Ectoderms der Pneumatophore beigebracht. Im Allgemeinen ist sie von Claus ganz gut beschrieben worden, indessen stimme ich mit ihm nicht überein, wenn er sagt, dass die hyalinen Radialblätter an der Pneumatophore ganz verschwinden; im Gegentheil, am Halse der Pneumatophore sind sie oft ziemlich stark ausgesprochen, und bei Formen wie *Apolemia*, *Rhizophysa* und auch bei *Physophora* ist diese Leiste sogar bis an den Scheitelpunkt der Pneumatophore vorhanden (Taf. 18 Fig. 84 *ms*). Das Ectoderm besitzt an der Basis auch eine Muskellängsstreifung und schließt, wie schon Claus angiebt, verschiedene Zellelemente ein. So sind hier außer den gewöhnlichen Epithelialmuskelzellen (Taf. 15 Fig. 30; die Längsstreifung ist hier nicht wiedergegeben, um die Zeichnung nicht zu compliciren) besondere blasige Drüsen (*Dr*) vorhanden, welche aus hellem Plasma mit wandständigem Kerne bestehen. Oberflächlich befinden sich noch einfache Epithelialmuskelzellen und in besondere Zellen eingeschlossen Nesselkapseln. Am Grunde der oberflächlichen Zellenlage liegen besondere spindelförmige Elemente, mit sehr langen Ausläufern. Außerdem sind noch dreieckige Zellen zu beobachten; dagegen habe ich multipolare Zellen hier eben so wenig wie in den früher beschriebenen Fällen gesehen. Beide erwähnte Zellarten sind derselben Natur und enthalten einen Kern, färben sich mit Osmiumsäure schwarz und sind wahre Nervenzellen. Eigene Apparate zur Aufnahme von Empfindungen fehlen der Pneumatophore; vielleicht dienen die Nesselkapseln als Vermittler. Meistens ist aber ein selbständiges Nervennetz an der Pneumatophore zu finden. Mit dieser Thatsache lässt sich die andere in Einklang bringen, dass der Scheitelpunkt gewöhnlich intensiv gefärbt ist, was gewissermaßen auf eine verstärkte Capacität, Empfindungen aufzunehmen, hinweist. Die Pneumatophore ist als empfindliches Organ für die Siphonophore sehr wichtig; ich erwähne desswegen noch der besonderen Einrichtung, dass sie bei vielen Arten, am deutlichsten aber bei *Apolemia uvaria*, sich einziehen kann. So wie man bei *A.* (Taf. 19 Fig. 95) die Colonie berührt, besonders wenn es in der Nähe der Schwimmglocken geschieht, zieht sich die Pneumatophore geschwind ein und wird auf allen Seiten von den Glocken umgeben, so dass ihre unmittelbare Berührung ganz unmöglich wird. Dies habe ich auch bei *Forskalia* gesehen, indessen ist bei ihr die Erscheinung wegen der unbedeutenden Größe der Pneumatophore nicht so intensiv.

Digitized by Google

Nun noch einige Worte über die genetische und physiologische Bedeutung der Pneumatophore! Wie ich schon gezeigt habe, ist sie eine metamorphosirte Schwimmglocke und unterscheidet sich von einer solchen durch die Form und das Vorhandensein eines provisorischen Magens. Letzterer sollte zwar auch in der Schwimmglocke vorkommen, ist aber mit der Zeit zu Grunde gegangen, erstens weil er überflüssig ist und zweitens wegen der Störung, welche die Hauptfunction, Bewegungen auszuführen, durch den Magenstiel im Inneren des Schirmes erleiden würde. In der Pneumatophore hingegen ist der Magen nicht als Hindernis, sondern als eine nützliche Bildung anzusehen; nur ist seine Function in der Art umgeändert, dass er (und wahrscheinlich auch der Luftkammerbulbus), statt Flüssigkeit zu secerniren, Gas producirt[1]. Welche Bedeutung müssen wir aber den Entodermcanälen von *Physophora*, oder den blinden, wurstförmigen Auswüchsen von *Rhizophysa* zuschreiben? Dr. CHUN[2] möchte ihnen nicht eine secretorische Thätigkeit, sondern eine mechanische Aufgabe zuweisen, in so fern sie bei den energischen Contractionen der Luftblase als elastische Polster, etwa wie die Puffer an Eisenbahnwaggons, wirken und ein plötzliches Sprengen der Blasenwand verhüten sollen. Mir scheint diese Erklärung etwas gezwungen, weil die Blindcanäle bei anderen Siphonophoren nicht vorkommen. Hierauf könnte man erwiedern, dass an Stelle der Canäle Septen vorhanden seien, die auch zur Verhütung des Platzens dienen möchten; aber *Apolemia* hat weder Canäle, noch auch Septen, um diese Rolle zu übernehmen. Die Sache lässt sich vielleicht etwas anders deuten. Die blinden Canäle kommen bei den Formen vor, wo die Pneumatophore am größten ist, also eine bedeutende Luftquantität einschließt. So gelangen wir leicht zu der Idee, dass die Bedeutung, die wir dem provisorischen Magen geben, auch den blinden Canälen, die ja nahe Beziehungen zum Magen haben, zukommen dürfte.

---

[1] Es wäre höchst wichtig, die Beschaffenheit dieses Stoffes zu analysiren und dies würde auch bei *Physalia* auf keine großen Schwierigkeiten stoßen.

[2] C. CHUN, Die Gewebe der Siphonophoren II. Zool. Anz. Nr. 117.

Digitized by Google

Schwimmglocken.

Ohne mich eingehend mit der Verbreitung und Anheftung der Schwimmglocken am Stamme zu beschäftigen, gehe ich gleich zur Beschreibung des feineren Baues ihrer Theile über. Ein Querschnitt in der Gegend des Velums von *Halistemma rubrum* zeigt uns folgende Structurverhältnisse (Taf. 19 Fig. 100). Das flache, äußere Plattenepithel bedeckt die voluminöse, gallertartige, structurlose Schirmmasse, die weder Formelemente (Zellen), noch auch elastische Fasern beherbergt. Die Innenwand des Schirmes wird von drei über einander liegenden Schichten gebildet: zu innerst, unmittelbar an der Schirmsubstanz, ist das HERTWIG'sche[1] Entoderm oder CLAUS'sche Gefäßplatte (*Gp*). Dann kommt die Stützlamelle und endlich das musculöse Ectoderm, das aus großen und saftigen Zellen besteht; die im Grunde des Ectoderms gelegenen Muskelfibrillen sind quergestreift. In der Gegend des Ringcanales verändern sich die Zellschichten etwas: das Ectoderm der äußeren Fläche besteht hier schon aus hohem prismatischen Epithel, aus dem mandelförmige Drüsen (*Dr*) hervorragen. Am merkwürdigsten ist dabei die gänzliche Abwesenheit eines Ringnervensystems, das man bei den Medusen immer an dieser Stelle vorfindet. Das eigentliche Ringgefäß ist hier als ein Anhang der Gefäßplatte zu sehen (*ck*); seine Wandungen bestehen aus saftigen prismatischen Zellen. Von innen (in der Richtung der Schirmhöhle) ist wieder ein flaches Muskelepithel zu finden, von dem der Ringcanal durch eine Stützlamelle geschieden ist. Das Velum ist von einer Basalmembran (Stützlamelle) gebildet, das von oben und unten mit Muskelepithel bekleidet ist; das obere hat als unmittelbare Fortsetzung des Muskelepithels der inneren Fläche des Schirmes ebenfalls circuläre Fasern, das untere hingegen radiäre.

Der wichtigste Zug im Baue einer Schwimmglocke ist die Gefäßplatte, welche als ein feines Zellenhäutchen die Radialcanäle vereinigt. Sie wurde bei den Siphonophoren zuerst von AGASSIZ[2] erwähnt und später von CLAUS genau beschrieben. CLAUS constatirte auch betreffs der Entstehung der Platte ihre Abstammung von dem Entoderm der Knospe und stimmt hierin mit den Brüdern HERTWIG überein. Die Entwicklung der Schwimmglocke habe ich bei *Halistemma rubrum* an Schnitten Schritt für Schritt verfolgt und kann die Angaben von CLAUS

[1] OSCAR und RICH. HERTWIG, Der Organismus der Medusen. Jena 1878.

[2] AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. IV.

Digitized by Google

lediglich bestätigen, möchte hier jedoch durch einige Details, welche die Entstehung der Gefäßplatte behandeln, die Beschreibung von Claus vervollständigen. Für die Medusen haben die Brüder Hertwig [1] ermittelt, dass der Ringcanal und die Radialcanäle die allein offen gebliebenen Strecken sind, während die dazwischen gelegene Gefäßplatte dagegen die verödeten Theile darstellt und durch Verklebung und Verwachsung des aboralen und oralen Entoderm entstanden ist. Das Hervorgehen der einheitlichen Gefäßplatte aus den zwei Entodermschichten erklärt Claus durch Zusammenpressen derselben; eine so rein mechanische Entstehung scheint mir schon a priori etwas sonderbar zu sein. Meine Beobachtungen liefern die Erklärung, ohne jedoch die Sachlage principiell zu verändern. Die Schwimmglockenknospe ist eine Duplicatur der Wandung, an welcher also Ectoderm und Entoderm Theil nehmen. Bald tritt am oberen Punkte dieser Duplicatur eine Einkerbung (Taf. 19 Fig. 99) auf, die ebenfalls aus den beiden Schichten gebildet ist; auf dem Querschnitte durch eine solche Knospe sind also vier Schichten zu unterscheiden. Bei der weiteren Entwicklung (Taf. 19 Fig. 101) zeigt es sich, dass die äußere Schicht des Entoderms nach den späteren vier Radialcanälen in vier Abtheilungen zerfällt, zwischen welche sich eckige Zellen des inneren Entoderms hineinschieben. Im Inneren der Knospe bekommen wir desswegen eine viereckige Figur, deren Ecken aus je zwei Zellen von größeren Dimensionen als ihre Nachbarn bestehen. Diese acht Zellen sind als Ausgangspunkte der Bildung der Gefäßplatte zu betrachten; sie vermehren sich später in radialer Richtung (Taf. 19 Fig. 102) und drängen dabei die benachbarten Radialcanäle aus einander (Taf. 19 Fig. 103). Die Richtung der Zelltheilung bleibt in allen Fällen ganz dieselbe, und so rücken die Radialcanäle immer weiter aus einander. Der Ringcanal entsteht, genau wie es Claus beschrieben hat, durch Auseinanderweichung der Elemente der Gefäßplatte, die am Rande des Schirmes eine Verdickung bilden. Von jedem Radialcanal gehen zwei hohle Querwucherungen ab (Taf. 19 Fig. 104 *ck*); die gegen einander gerichteten Quercanäle wachsen immer weiter und verschmelzen zu einem gemeinsamen Ringcanal.

Der dargelegten Auffassung zufolge sind die Radialcanäle Reste der ursprünglichen Gastralhöhle, der Ringcanal hingegen ist eine ganz neu entstandene Bildung. Die Canäle selbst sind von den beiden Wandungen dieser Höhle (äußeres und inneres Entoderm), die Gefäßplatte ausschließlich vom inneren Entoderm abzuleiten. Man kann die Sache

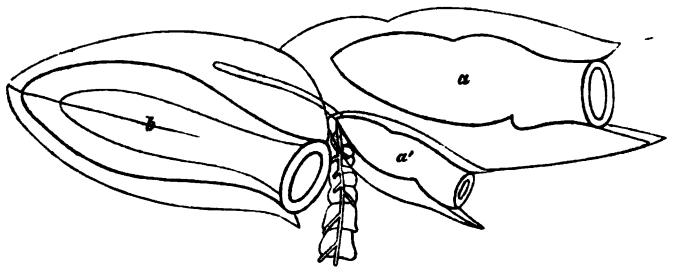
[1] l. c. p. 45.

Digitized by Google

auch in der Weise ansehen, dass von den zwei an einander gekehrten Entodermlamellen nur die eine innere wächst, die äußere aber stehen bleibt und wegen der Ausdehnung der ganzen Bildung in vier Streifen zerfällt, welche, der inneren Entodermlamelle anwachsend, die äußeren Wandungen der vier Radialcanäle bilden.

Im Laufe des vorigen Jahres ist eine interessante Untersuchung von Dr. CHUN[1] erschienen, in der er zu beweisen sucht, dass sich an der cyclischen Entwicklung der Monophyiden drei Generationen betheiligen, die sich durch die Anwesenheit von einer oder zwei Schwimmglocken unterscheiden lassen. Aus der Brut von *Eudoxia Eschscholtzii* kommt ein *Monophyes*-Stadium (*M. primordialis* — erste Generation) hervor, welches der Larve von *Epibulia quadrivalvis* Metschn. ganz ähnlich ist. Dieses verwandelt sich in eine *Diphyes*-Form (zweite Generation), die sich nach Abwerfen der einen Schwimmglocke als die längst bekannte *Muggiaea Kochii* erweist. CLAUS[2] dagegen spricht in einer sorgfältigen Analyse der CHUN'schen Arbeit die Meinung aus, dass wir die erwähnten drei Stadien keineswegs als verschiedene Generationen zu betrachten haben: die erste ist unstreitbar ein Larvenstadium, die zweite und dritte sind nicht verschieden, weil das zu ihrer Separation

Fig. 7.



verwandte Kriterium (Verlust der Schwimmglocke) unhaltbar ist. Dabei bemerkt CLAUS, dass der Verlust eines alten und die Neubildung eines zweiten ähnlichen Körpertheiles bei einem in der Entwicklung begriffenen Organismus auf dem Gebiete der Siphonophoren eine sehr häufige Erscheinung ist. Mit Rücksicht auf einige Thatsachen bin ich genöthigt mich der Meinung von CLAUS vollständig anzuschließen.

---

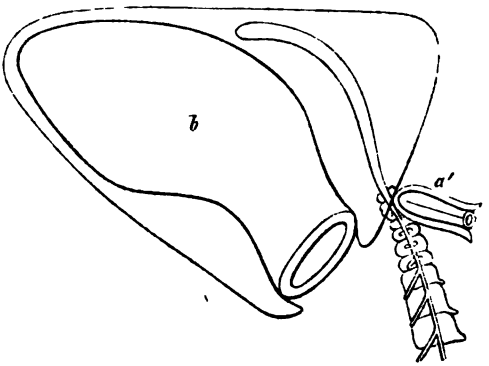
[1] CHUN, Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsberichte der k. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin. December 1882.

[2] C. CLAUS, Über das Verhältnis von Monophyes zu den Diphyiden, so wie über die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren. Wien 1883.

Digitized by Google

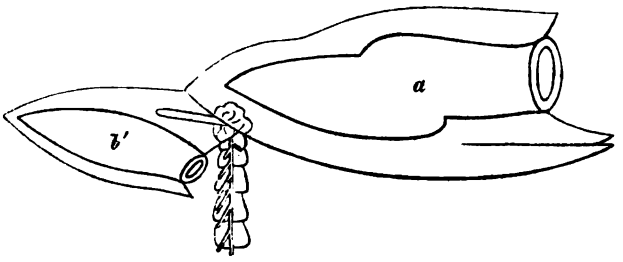
Bei *Epibulia aurantiaca* nämlich habe ich ganz verschiedene Verhältnisse der beiden für sie so charakteristischen Glocken gesehen. So sehen wir z. B. in Fig. 7, die eine ganz entwickelte Form darstellt, dass neben den beiden ganz normal ausgebildeten Glocken die eine vordere einen inneren Einschnitt hat, der von außen etwas angedeutet ist (*a*); die hintere ist dagegen ganz gerade, ohne Einschnürung. Unter der vorderen Glocke ist eine dritte (*a'*), ganz der vorderen ähnliche; diese dient zum Ersatze der oben gelegenen. Nach einigen Tagen, während deren ich dieses Exemplar im Aquarium hielt, sah ich, dass die obere Glocke sich lostrennte und die *Epibulia* ganz gut mit

Fig. 8.



den übrig gebliebenen, nämlich der hinteren großen und vorderen kleinen, Glocken auskam; die letztere wächst mit der Zeit aus und ersetzt die alte. Ein solcher Ersatz kommt, wie ich mich später überzeugt habe, ziemlich oft vor und lässt sich in verschiedenen Perioden

Fig. 9.



der Ausbildung der unteren Glocke beobachten; so sind in Fig. 8 die Glocken an Größe ganz außerordentlich verschieden[1]. An der letzten

[1] Es wäre möglich, dass in diesem Falle die vordere alte Glocke nicht abgeworfen, sondern abgerissen war, ehe die Ersatzglocke (*a'*) erschienen ist.

Digitized by Google

(Fig. 9) sehen wir, dass die beiden Glocken wiederum nicht gleich sind, jedoch mit dem wichtigen Unterschiede, dass hier die hintere Glocke substituirt war (*b'*), dagegen die vordere unverändert geblieben ist (*a*).

Die hervorgehobenen Erscheinungen sind sehr leicht zu begreifen, wenn wir die Thatsache bedenken, dass die thätigste Rolle der ganzen Colonie bei der *Epibulia* gewiss den Schwimmglocken zufällt; diese Rolle wird dadurch noch erschwert, dass hier keine Pneumatophore vorkommt. Beim Vergleiche mit den anderen Diphyiden ist es leicht zu begreifen, dass die Arbeit der Schwimmglocken von *Epibulia* viel bedeutender ist, als bei den anderen Diphyiden. Bei einer fast gleichen Größe der Schwimmglocken übertrifft der Schwanz (die Colonie) von *Epibulia* an Länge und Größe mehrere Male die verwandten Formen. Desswegen gerathen mit der Zeit die *Epibulia*-Glocken in Verfall, veralten, was in unabänderlicher Weise einen Ersatz hervorruft. Diese Thatsachen können nach meiner Meinung die oben erwähnte Idee von Claus illustriren und bestätigen, dass Verlust und Neubildung der Schwimmglocken in keiner Weise als Vorgänge mit genetischer Bedeutung, als Princip eines Generationswechsels, wie es Chun will, aufzufassen sind.

In Betreff der Schwimmglocken möchte ich noch eine biologische Beobachtung hinzufügen, wobei ich meiner Verwunderung Ausdruck gebe, dass die Siphonophoren nach dieser Richtung hin ganz unbeachtet geblieben sind, obwohl sie prächtige Objecte für derartige Studien liefern. In der That sind es genetisch die ersten Wesen, bei denen wir etwas Psychologisches beobachten können, und was dabei am wichtigsten ist, die Beziehungen der Psychologie zu den rein materiellen anatomischen Erscheinungen sind hier besonders klar und höchst einfach. Als Beispiel hierfür können am besten die schon erwähnten Thatsachen bei *Physophora* dienen. Der Reihe der sonderbaren Lebenserscheinungen dürfen wir auch einige Beobachtungen über *Hippopodius* anschließen. Betrachten wir nämlich dieses Thier in der Ruhe, wenn es nicht gereizt oder gestört wird, so erscheint es uns ganz durchsichtig und glashell. Eine auch nur leise Berührung verändert es aber gänzlich: es wird augenblicklich matt und milchweiß. Worauf gründet sich diese eigenthümliche Erscheinung? Schneiden wir ein Stück von der Schwimmglocke ab, so sehen wir, dass sich die Schnittfläche auf Reizung nicht trübt, sondern vollständig glashell bleibt. Die Trübung betrifft also nicht die Gallertsubstanz, sondern die Zellschicht, welche die Glocke bedeckt, und da diese einschichtig ist, so kommt nur das Epithel in Frage. Nun besteht dieses bei *Hippopodius* aus großen, ganz flachen Zellen mit

Digitized by Google

mächtigem Kerne und ganz hellem durchsichtigem Plasma. Letzteres wird bei Reizung aber plötzlich matt und füllt sich mit moleculären Körnchen; einige Male habe ich gesehen, dass diese Körnchen in Brown-scher Bewegung waren. Das Mattwerden ist hier also eine rein mechanische Erscheinung und hängt zugleich mit dem Leuchten des Thieres innig zusammen. Wenn nämlich die Reizung im Dunkeln erfolgte, so sehen wir, dass das Exemplar mit der ganzen Oberfläche[1] zu leuchten beginnt. Am Tageslichte merkt man sofort, dass das Thier milchweiß geworden ist. Die Trübung von *Hippopodius* bei Tage entspricht also dem Leuchten bei Nacht. Dabei erwähne ich noch, dass die todten *Hippopodius* auch milchweiß werden, aber nicht leuchten. Bei den anderen Siphonophoren (*Halistemma, Agalma*) ist das Weißwerden auf Reizung auch etwas, aber sehr schwach vorhanden.

Eine sonderbare Erscheinung, die ich bei *Porpita* gesehen habe, möchte ich nicht unerwähnt lassen. Nach der Mittheilung von Chun ist es wohl bekannt, dass bei *Velella* und *Porpita* eigenthümliche Drüsen vorkommen. Bei *Velella* liegen sie längs des Randes (Taf. 19 Fig. 106), besitzen ein Lumen und Wände, die aus saftigen körnchenreichen Zellen zusammengesetzt sind. Bei *Porpita* nun beherbergen diese Drüsen, welche denen von *Velella* ähnlich sind, einen ganz merkwürdigen Parasit, welchen ich an den drei von mir untersuchten Exemplaren dieser Siphonophore in jeder Drüse gefunden habe. Er gehört dem Pflanzenreiche an und ist wahrscheinlich eine Alge (Taf. 19 Fig. 105). Sein klumpenförmiger Körper steckt in dem Lumen der Drüse und giebt in jede Drüsenzelle einen wurzelähnlichen Ausläufer ab.

---

[1] Das Leuchten ist bei *Hippopodius* gewöhnlich sehr schwach und lässt sich oft nicht leicht hervorrufen.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14.

Fig. 1. Theil des Querschnittes des Stammes von *Halistemma rubrum*. *ep* Epithel; *nm* Neuromuskelzellen; *mf* Muskelfibrillen; *mp* Membrana propria (Stützlamelle); *nf* Fasern der Neuromuskelzellen; *m.en* Muskelentoderm (Zeiss D, Oc. 3).

Fig. 2. Querschnitt des Stammes von *Halistemma rubrum* im Gebiete des Centralnervensystems (*CN*); *nm* Neuromuskelzellen.

Fig. 3. Tangentialschnitt des Stammes von *Forskalia ophiura*. *Qk* und *qk* große und kleine Quercanäle, die auf dem gemeinsamen Längscanal des Stammes senkrecht stehen; *ik* Interradialstreifen, welche den Stamm in Segmente theilen; *za* Zellenanhäufungen, welche den Interradialstreifen entsprechen (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 4. Querschnitt des Stammes von *Forskalia ophiura*. *CN* Centralnervensystem; *za* Zellenanhäufungen; *nm* Neuromuskelzellen; *k* krausenartige Membran (Zeiss a, Oc. 2).

Fig. 5. Theil des Querschnittes des Stammes von *Forskalia ophiura*. *ep* Epithel; *ep.f* Epithelfasern; *nm* Neuromuskelzellen; *mf* Muskelfibrillen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 6. Querschnitt des Stammes von *Praya diphyes* (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 7. Stück des Epithels des Stammes von *Forskalia ophiura* (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 8. Ectodermmuskellamelle des Stammes von *Apolemia uvaria*; *ep.m* Muskelepithelzellen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 9. Querschnitt des Stammes von *Apolemia uvaria*, an dessen oberer Fläche eine Vertiefung (Nervenrinne) vorkommt (Zeiss a, Oc. 3).

Fig. 10. Ectoderm-Muskellamelle von *Praya maxima*. *ep.m* Muskelepithelzellen; *pf* Plasmafäden dieser Zellen.

Fig. 11. Ectoderm-Muskellamelle einer jungen *Praya diphyes*. *ep.m* Muskelepithelzellen, deren Basis ein gemeinsames Plasmanetz ausbildet, in welches Muskelfibrillen eingebettet sind.

Fig. 12. Stück des Querschnittes von *Rhizophysa*. *nm* Neuromuskelzellen; *mf* Muskelfibrillen (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 13. Neuromuskelzelle (*nm*), die mit ihren Ausläufern einer Muskellamelle aufsitzt. *Pl* Plasmaanhäufungen da, wo ein Ausläufer der Neuromuskelzelle eine Muskelfibrille berührt; *Ar* Articulationsstelle einer Muskellamelle.

Fig. 14. Ectodermzellen von *Physophora hydrostatica* (Zeiss F, Oc. 3). [Die Nr. der Figur ist auf der Tafel weggefallen.]

Fig. 15. Querschnitte eines knospenartigen Anhanges von *Forskalia ophiura* (Zeiss F, Oc. 2).

Digitized by Google

Tafel 15.

Fig. 16. Stück der Ectodermschicht *von Halistemma rubrum* von unten gesehen. *nm* Neuromuskelzellen; *ep* Epithel (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 17. Querschnitt des Stammes einer ganz jungen *Halistemma*. *NR* Nervenrinne; *mf* Muskelfibrillen (Zeiss D, Oc. 4).

Fig. 18. Querschnitt eines etwas älteren Stadiums; *nm'* Neuromuskelzelle, die noch der Oberfläche anliegt; *nm* schon in die Tiefe gerückte Neuromuskelzelle (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 19. Reihenfolge der großen Ganglienzellen (*Nz*) bei *Forskalia ophiura*; das Epithel und die Muskelfibrillen sind entfernt. *Qk* große Quercanäle (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 20. Reihenfolge der großen Ganglienzellen (*Nz*) bei *Halistemma rubrum* (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 21. Stück einer Muskellamelle des Stammes von *Physophora hydrostatica*. *ep.m* Muskelepithel; *sz* Sinneszellen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 22. Querschnitte der Rinne, welche sich zwischen zwei Seitenfeldern der Blase befindet. *nf* die in der Tiefe der Rinne befindlichen Nervenfasern; *mp* Membrana propria (Stützlamelle) (Zeiss B, Oc. 3).

Fig. 23. Stück des Ectoderms der oberen (den Schwimmglocken anliegenden) Fläche der *Physophora*-Blase. *ep* Epithel; *nz* Ganglienzellen; *nf* Nervenfasern; *N* Nesselkapseln.

Fig. 24. Stück des Ectoderms der unteren (den Tastern anliegenden) Fläche der *Physophora*-Blase. *g* Ganglienzellen (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 25. Zwei benachbarte Seitenfelder. *r* Rinne, in deren Grunde massenhafte Nervenfasern (*nf*) verlaufen; *F* Seitenfeld; *kn* Knopf, der zum Knopfe des Tasters passt; *k* Membrana propria, die unmittelbar in diejenige des Tasters übergeht.

Fig. 26. Nervenbündel der unteren Fläche der *Physophora*-Blase. In der Mitte eine Ganglienzelle (Zeiss F, Oc. 3).

Fig. 27. Beziehungen einer Sinneszelle zu der Muskelfibrille.

Fig. 28. Ectoderm von *Porpita*, von der oberen Fläche des Thieres abgenommen, mit der anliegenden Ganglienzelle (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 29. Ectoderm von *Velella* mit dem Geflecht der Ganglienzellen (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 30. Ectoderm der Pneumatophore von *Physophora* mit dem darunter liegenden Geflecht von Nervenzellen (*nz*); *Dr* Drüse (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 31. An der Basis ganz geschlossener Taster von *Physophora*, mit einem Knopf in der Mitte und einem Nesselpolster an der Seite.

Fig. 32. Ectoderm des Tasters von *Physophora*; seine Zellen liefern ein dichtes Plasmageflecht (*Pf*) zwischen den Muskelsepten; *sz* Sinneszellen; *Dr* gefüllte Drüsen; *Dr'* leere Drüsen (Zeiss F, Oc. 2).

Tafel 16.

Fig. 33. Ectoderm (Muskelepithel) des Tasters einer jungen *Physophora*. Es lassen sich große Elemente (künftige Drüsen) und kleine Elemente (künftige Sinneszellen) unterscheiden (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 34a. Ectoderm des Tasters von einer älteren *Physophora*. *Dr* Ectodermzellen, die sich schon in Drüsen verwandeln; *sz* künftige Sinneszellen.

Digitized by Google

Fig. 34b. Eine von den Ectodermzellen ist durch die Vermehrung der Muskelfibrillen in die Höhe gerückt worden und steht mit den letzteren nur noch vermittels der Plasmafäden in Verbindung.

Fig. 35. Drüsentheil des Fangfadens von *Halistemma rubrum*. *EB* zwei elastische Bänder; *mf* Muskelfibrillen; *bf* in das elastische Band hineinragende glänzende Fibrille; *Dr* schlauchförmige Drüsen; *z* Zwischenzellen.

Fig. 36, 37 u. 38. Verschiedene Formen der schlauchförmigen Drüsen; dabei sind Zwischenzellen zu sehen, denen man vielleicht eine Nervennatur zuschreiben kann (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 39. Querschnitt des Fangfadens von *Halistemma rubrum; EB* elastisches Band; *EB'* Fortsetzung der großen Bänder, die sich verdünnt haben und in veränderter Richtung verlaufen. *Dr.ep* Drüsenepithel, das sich allmählich in die Drüsenschicht (*Dr*) der entgegengesetzten Oberfläche verwandelt; *z* Zellen, die zwischen den Drüsen vorkommen. *N* und *N'* zwei Arten Nesselorgane.

Fig. 40. *Dr.ep* Drüsenepithel, welches große Lumina voll Schleimsubstanz (*V*) und stark lichtbrechende Kerne (*K*) enthält; *NC* die darunter liegenden structurlosen Kapseln, in denen Nesselzellen sitzen (Zeiss F, Oc. 3).

Fig. 41. Muskelfibrille, in deren Muskelzellen sich Nesselorgane entwickelt haben.

Fig. 42. Vielkernige Gürtelzellen (*gt*), welche die elastischen Bänder der Fangfäden unmittelbar bedecken und auf denen die Nesselkapseln (*NC*) sitzen (Zeiss D, Oc. 3).

Fig. 43. Nesselstrang, vom Fangfaden von *Physophora* abgenommen; im Grunde verlaufen die zwei dünnen elastischen Bänder (*EB'*). Die großen Nesselkapseln (*N'*) sind nicht mit der Basis, sondern mit dem Entladungspunkt angeheftet (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 44. Theil der Innenfläche mit den muskelähnlichen Strängen (*en.m*) an der Umhüllung des Fangfadens von *Physophora* (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 45. Dünnes elastisches Band des Fangfadens von *Halistemma rubrum* mit den ihm angehefteten Nesselkapseln (*NC*) voll Nesselzellen (*N*). *Dr.ep* Drüsenepithel mit Pigmentkörnchen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 46. Die zwei elastischen Bänder von *Physophora* mit den ihnen eigenen Basalzellen (*Bz*) und Gürtelzellen (*Gz*) (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 47. Anheftungspunkt des Fangfadens von *Physophora* an die Umhüllung, um die von diesem Punkte verlaufenden muskelähnlichen Stränge (*en.m*) zu zeigen (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 48. Nesselzellen, die einem dünnen elastischen Bande angeklebt sind.

Fig. 49. Übergang der dicken elastischen Bänder in die dünnen, welche unmittelbar von den Nesselorganen bedeckt sind (*Agalma Sarsii*) (Zeiss B Oc. 3).

Fig. 50. Elastisches Band von *Agalma Sarsii*.

Fig. 51. Ausgestreckter Fangfaden von *Halistemma rubrum* mit Nesselstrang (*Nst*), Drüsentheil (*Dr*) und elastischen Bändern (*EB*). *Z* sternförmige Zellen zwischen den Drüsen.

Fig. 52. Ausgestreckter Fangfaden von *Galeolaria aurantiaca*. *EB* elastische Bänder, die aus dem Stiel in den Nesseltheil des Fangfadens übergehen. *Dr.p* Drüsenplatte; *ms* Muskelscheide (aus Epithelialmuskelzellen zusammengesetzt); *ed.f* Endfaden.

Fig. 53. Oberer Theil des Nesseltheiles des Fangfadens einer jungen Siphonophore. Längs der Cnidocils verlaufen Plasmaklumpen der Zellen (*Nz*), in denen die Nesselorgane sitzen. *Dr.ep* Drüsenepithel.

Digitized by Google

Tafel 17.

Fig. 54. Nesselknopf einer jungen *Physophoride*; *E.B* elastisches Band; *L* Lumen.

Fig. 55. Stück des Nesselstranges von *Agalma Sarsii*, um seine Beziehungen zum elastischen Bande (*EB*) zu zeigen.

Fig. 56. Nesselknopf von *Praya maxima*. Die eiförmigen Nesselkapseln bilden Büschel (*N*); *nd* Nadeln in den Epithelzellen.

Fig. 57. Plasmaklumpen, die aus der Ablösung des Epithels des Nesselknopfes von *Praya maxima* entstehen, mit den Nadeln im Inneren (Zeiss F, Oc. 3).

Fig. 58. Büschel von Nesselkapseln von derselben *Praya maxima* (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 59. Nesselkapsel, mit dem fibrillären Basaltheile der Deckschuppe einer Siphonophorenlarve entnommen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 60. Theil der Tasterspitze von *Physophora* mit Nesselkapseln (*N*) und Sinneszellen (*S*) (Zeiss D, Oc. 3).

Fig. 61. Theil derselben Tasterspitze von *Physophora*, einem anderen Punkt entnommen. *S* Sinneszellen; *D* Drüsen (Zeiss D, Oc. 3).

Fig. 62. Große Nesselkapsel von *Physophora*, deren basale Verlängerung in Fibrillen (*f*) zerfällt (Zeiss D, Oc. 3).

Fig. 63, 64a und 64c. Sinneszellen der Tasterspitze von *Physophora* (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 64b. Kleine Nesselkapsel von *Physophora* (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 65. Große Nesselkapseln von *Physophora*, um das Plasmanetz der aufsitzenden Zelle zu zeigen (Zeiss F, Oc. 3).

Fig. 66. Stück des elastischen Bandes von *Abyla pentagona* (Zeiss, Oc. 2).

Fig. 67. Sinneszellen von *Apolemia uvaria* in der Nähe der Pneumatophore.

Fig. 68. Muskelfaser des Endfadens des Nesselknopfes von *Hippopodius*, deren Muskelzellen Nesselkapseln enthalten (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 69. Haken des elastischen Bandes bei *Agalma Sarsii* (Zeiss F, Oc. 3).

Fig. 70. Querschnitt eines secundären Fangfadens von *Forskalia* mit dem elastischen Band (*EB*) in der Mitte (Zeiss B, Oc. 4).

Fig. 71. Nesselknopf von *Hippopodius* mit stark lichtbrechendem Körper (*Cn*) in der Mitte. *EB* elastisches Band; *s.an* Endfaden.

Fig. 72. Zersprungener Nesselknopf, der aus dem elastischen Band mit den ihm aufsitzenden Nesselkapseln besteht. Die Epithelialmuskeln (*ep.m*) bilden den Endfaden (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 73. Theil des Nesselknopfes von *Epibulia*; *Dr* Drüsen.

Fig. 74. Nesselknopf von *Agalma Sarsii*. *Drm* Drüsenmasse; *nst* Nesselstrang; *B* Blase; *t* Tentakel (Zeiss a, Oc. 2).

Fig. 75. Fangfaden von *Epibulia* mit dem secundären Anhang.

Tafel 18.

Fig. 76. Stück des elastischen Bandes von *Agalma Sarsii* mit den ihm aufsitzenden Zellen. *h* Haken (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 77. Ein anderes Stück des elastischen Bandes. *Dr.ep* Drüsenepithel; *Dr* Drüsen (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 78. Tentakel des Nesselknopfes von *Agalma Sarsii*. *mf* Muskelfibrillen, deren Muskelzellen Nesselkapseln beherbergen.

Fig. 79. Nesselknopf von *Praya* n. sp. *Ed.f* Endfaden.

Fig. 80. Oberer Theil des Nesselknopfes dieser *Praya*, welcher dem Endfaden anliegt. Die eiförmigen Nesselkapseln sind in drei Büschel angeordnet.

Digitized by Google

EB elastisches Band; *mf* Muskelfibrille; *ep.n* Epithelialnervenzelle; *Nf* Nervenfaser zum elastischen Bande (Zeiss F, Oc. 2).

Fig. 81. Übergang der Stützlamelle des Fangfadens von *Abyla pentagona* in das elastische Band des Nesselknopfes.

Fig. 82. Querschnitt der Pneumatophore von *Forskalia ophiura*. *CSc* Scheidewände der Kammern (Radialcanäle); *Ct* Cuticula, welche die Luftflasche bildet; *gt* Magen; *rc* Radialcanal (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 83. Querschnitt der Pneumatophore von *Halistemma rubrum*. *rc* Radialcanal; *Sc* Scheidewand (Zeiss B, Oc. 3).

Fig. 84. Querschnitt der Pneumatophore von *Rhizophysa*; *ms* Muskelleisten; *sc* blinde Auswüchse, die den Scheidewänden homolog sind.

Fig. 85. Ein etwas höherer Querschnitt der Pneumatophore von *Rhizophysa*. *gt* Magen; *sc* blinde Auswüchse, die den Scheidewänden homolog sind (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 86. Querschnitt einer Partie der Pneumatophore von *Rhizophysa*. Im Inneren des Auswuchses (*sc*) befindet sich eine große Zelle (*g.z*); *gt* Magen.

Fig. 87. Querschnitt der Pneumatophore von *Physophora*; die inneren Scheidewände sind nur theilweise mit der Luftflasche verwachsen; *sc* Scheidewand; *c* Canal in der Scheidewand; *c'* Theil des Canales, der sich im Magen der Pneumatophore befindet.

Fig. 88. Theil des Querschnittes der Pneumatophore von *Physophora*. *Sc* Scheidewand; *C* Canal (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 89. Theil des Querschnittes der Pneumatophore von *Physophora*, an dem man den provisorischen Magen (*gt*) mit den ihm eigenen Canälen (*c*) sieht (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 90. Theil des Bulbus der Pneumatophore von *Physophora*, um die Verzweigung der Canäle zu zeigen (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 91. Längsschnitt des Bulbus der Pneumatophore von *Forskalia ophiura*. Es lassen sich zwei Schichten Entoderm (*en*, *en'*) und zwei Schichten Ectoderm (*ec*, *ec'*) unterscheiden. *Ct* unteres Ende (Öffnung) der Luftflasche (Zeiss D, Oc. 2).

Tafel 19.

Fig. 92. Längsschnitt durch das untere Ende der Pneumatophore von *Halistemma rubrum*, um den Bulbus zu zeigen. *Ct* Cuticularschicht (Luftflasche); *en*, *en'* zwei Schichten Entoderm, *ec*, *ec'* zwei Schichten Ectoderm. *Sc* Scheidewand (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 93. Längsschnitt durch das untere Ende der Pneumatophore von *Apolemia uvaria*. *LB* Luftblase (Zeiss B, Oc. 2).

Fig. 94. Muskelepithel eines Polypen von *Velella*. *pf* Plasmafäden; *mf* Muskelfibrillen (Zeiss D, Oc. 2).

Fig. 95. Pneumatophore von *Apolemia uvaria*, die bei Berührung von den Lappen der anliegenden Schwimmglocken überdeckt worden ist.

Fig. 96. Scheitelpunkt der Pneumatophore von *Apolemia uvaria*, wo sich früher die Öffnung befunden hat. *Ct* Cuticula, welche die Luftflasche bildet; *bk* blinde Canäle.

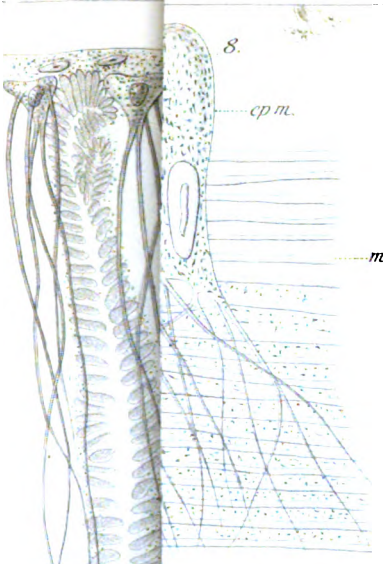
Fig. 97. Pneumatophore einer jungen Siphonophore, um die Reste des Magens (*gt*) zu zeigen. *Ct* Luftflasche.

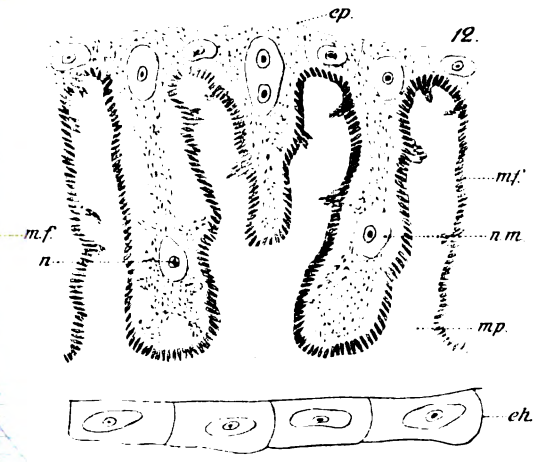
Fig. 98. Scheitelpunkt einer jungen *Agalma*, um die mit Ectoderm erfüllte Öffnung (*o*) zu zeigen.

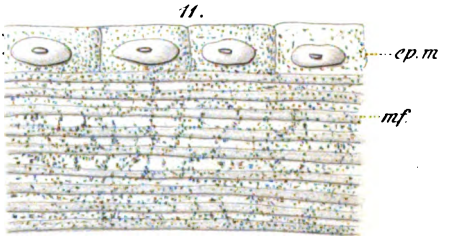
Digitized by Google

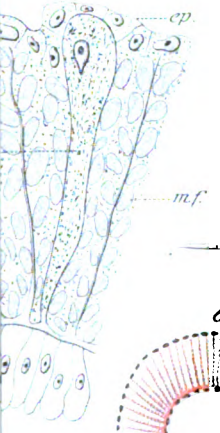
Fig. 99. Die Art der Entstehung der Schwimmglocke bei *Halistemma rubrum*.
Fig. 100. Querschnitt des Randes der Schwimmglocke von *Halistemma rubrum*. *gp* Gefäßplatte; *ck* Circularcanal; *Dr* Drüsen (Zeiss D, Oc. 2).
Fig. 101. Querschnitt der sich bildenden Schwimmglocke von *Halistemma rubrum*. DieGefäßplatte (*Gp*) bildet sich aus acht Zellen der inneren Entodermlamelle (Zeiss D, Oc. 3).
Fig. 102. Zeigt die weitere Entwicklung der Gefäßplatte (Zeiss D, Oc. 3).
Fig. 103. Die Schwimmglocke ist schon sehr ausgebildet; *Gf* Gefäßplatte; *rk* Radialcanal (Zeiss B, Oc. 3).
Fig. 104. Junge Genitalknospe von einer *Agalmide*, um die Entstehung des Circularcanales (*ck*) zu zeigen.
Fig. 105. Randdrüse von *Porpita* mit der in ihr parasitirenden Pflanze.
Fig. 106. Randdrüse von *Velella*.

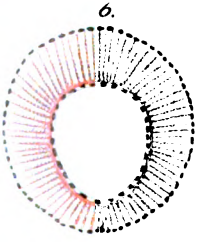
Digitized by Google

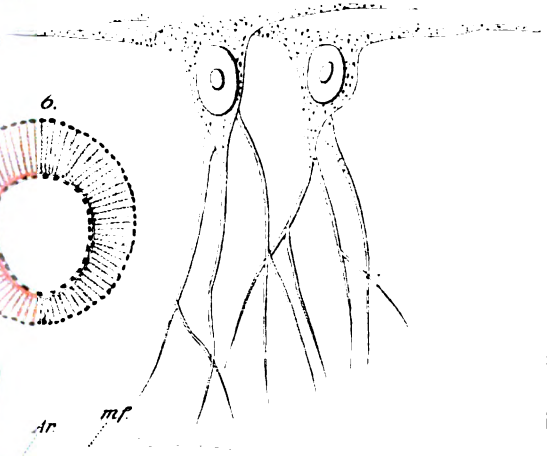


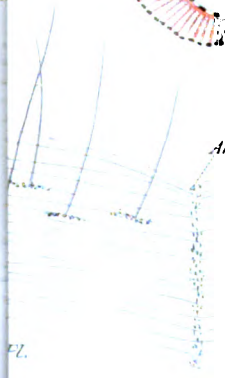






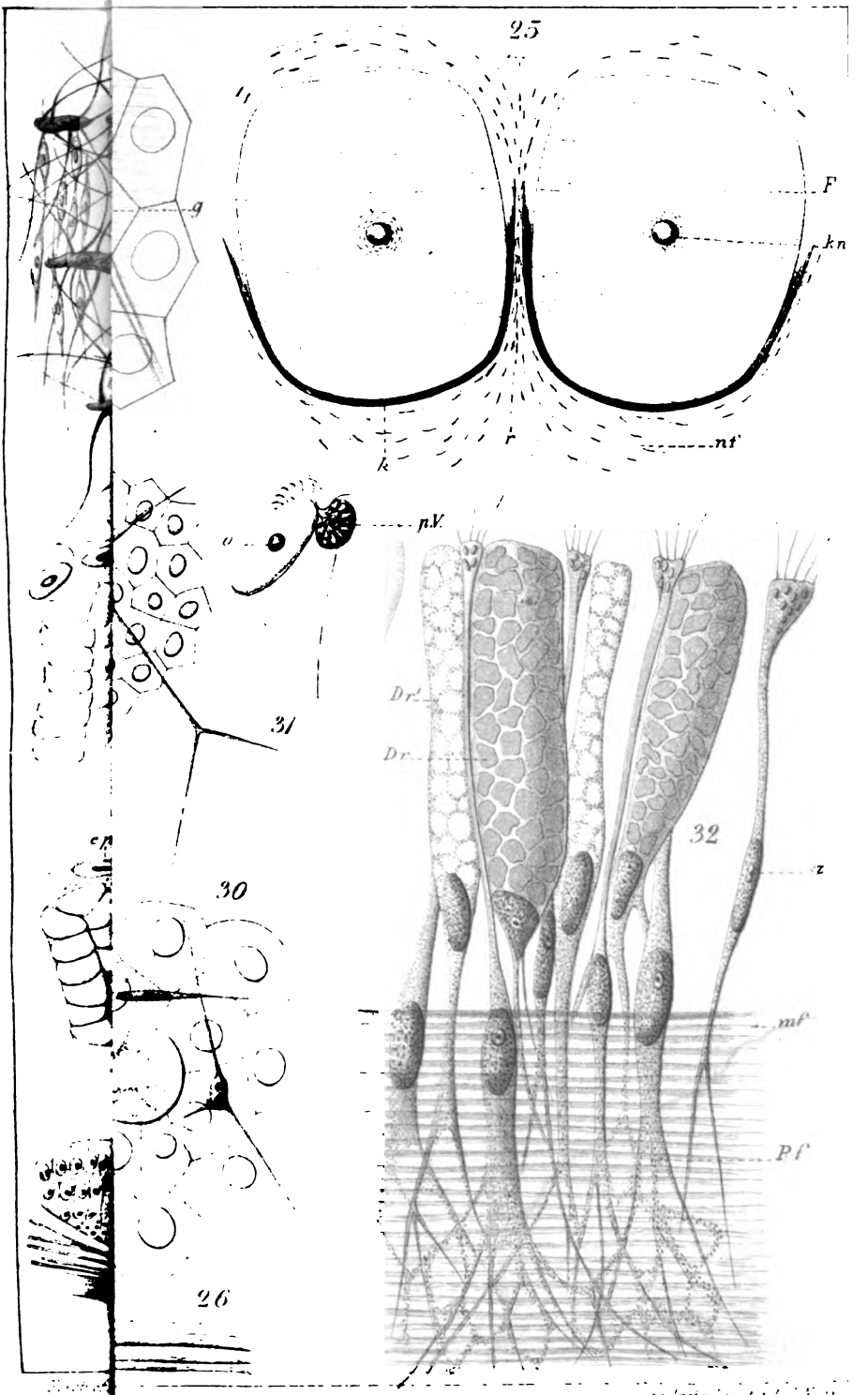






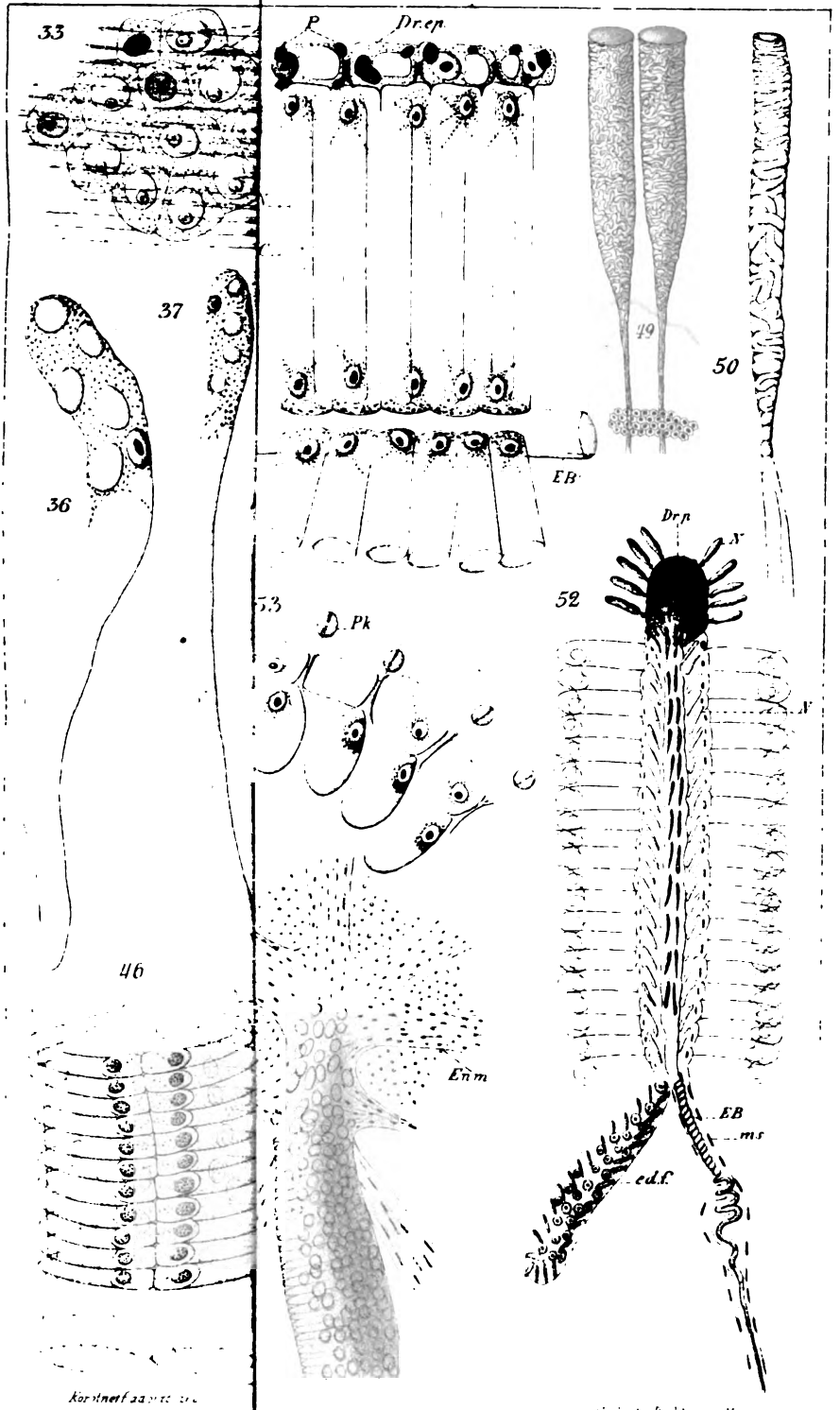
Digitized by Google

Digitized by Google



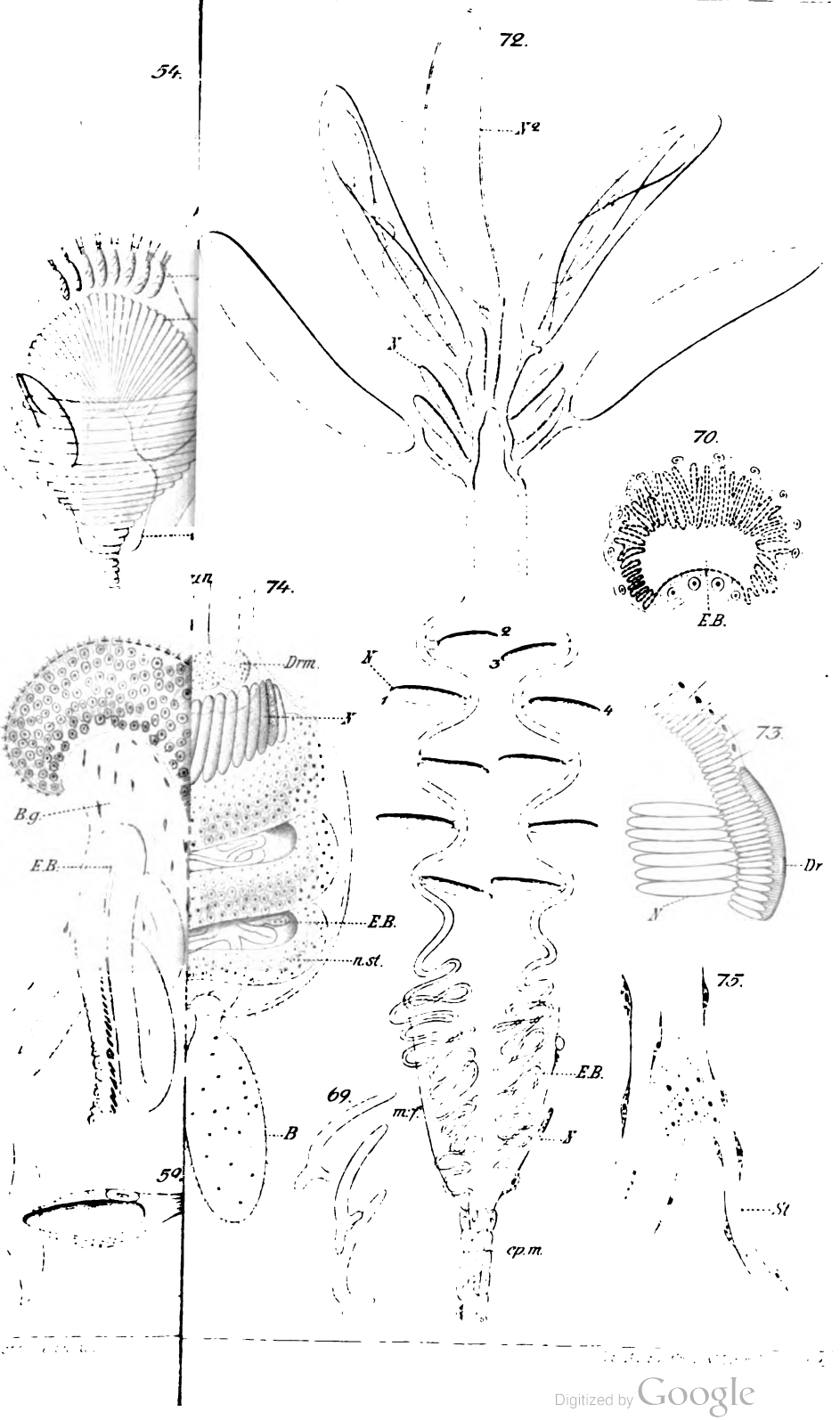
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

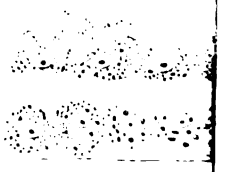
Digitized by Google



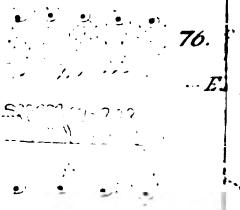
Digitized by Google

Digitized by Google

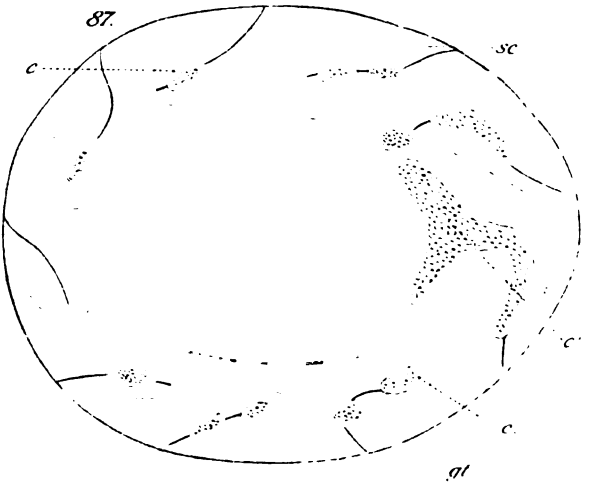
77.



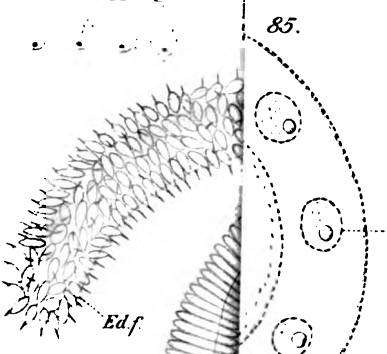
76.



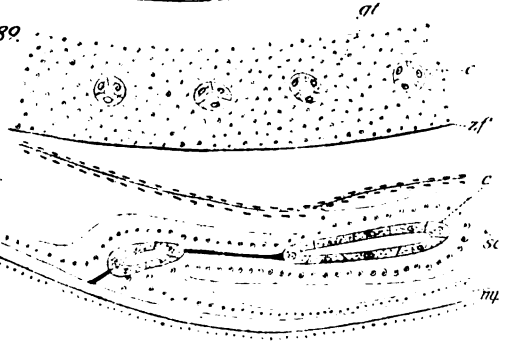
87.



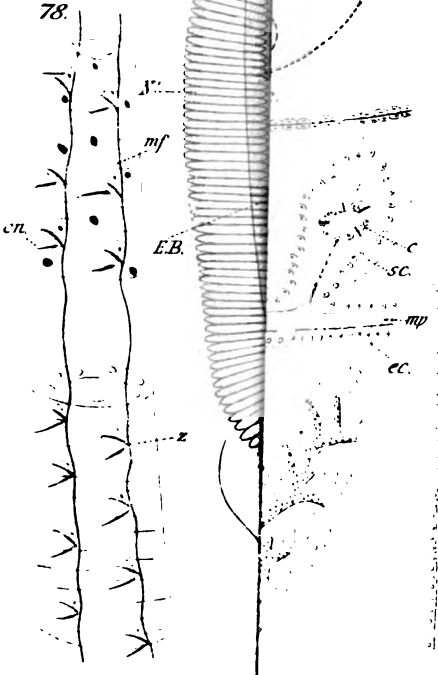
85.

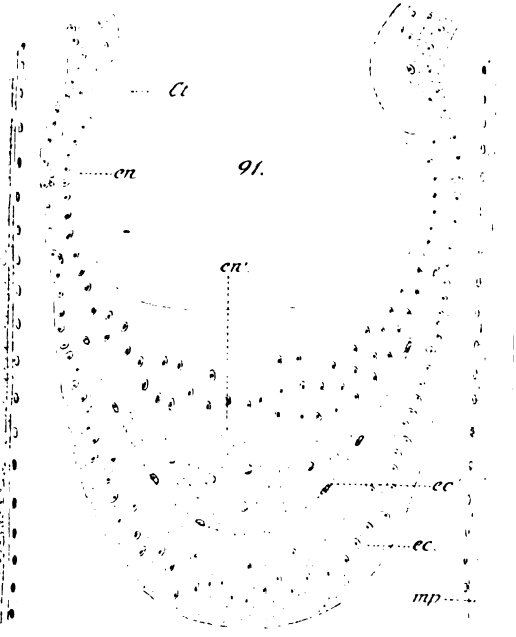


89.



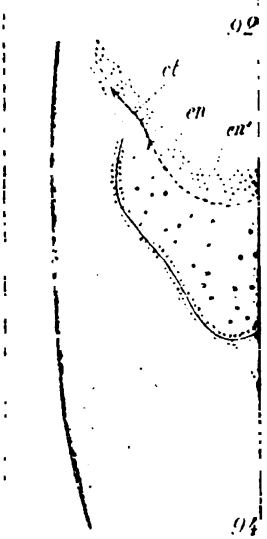
78.

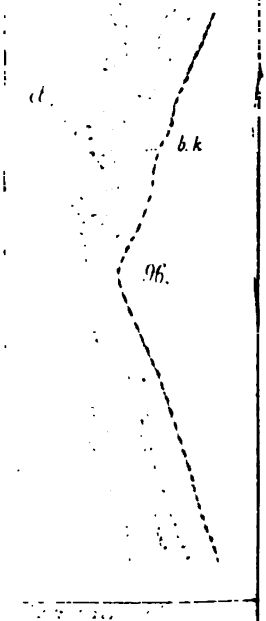




Digitized by Google

Digitized by Google





Digitized by Google

Digitized by Google

Über Infusorien des Golfes von Neapel.

Von

Géza Entz,

Prof. an der Universität Klausenburg.

Mit Tafel 20—25.

Ein längst ersehnter Wunsch ging mir in Erfüllung, als ich im Anfang des vorigen Jahres drei Monate auf der Zoologischen Station zu Neapel arbeiten und mich dem Studium mariner Infusorien (Ciliaten im weiteren Sinn, d. h. Ciliaten und Suctorien von STEIN) widmen konnte.

Die Ergebnisse dieses Studiums sind in der vorliegenden Arbeit niedergelegt, welche ich der Öffentlichkeit nicht übergeben kann, ohne dem hohen königl. ungarischen Ministerium für Cultus und Unterricht, so wie dem Siebenbürgischen Museumverein, welche mir den Aufenthalt in Neapel ermöglichten, ferner der Direction und dem Personale der Station, welche mir in meiner Arbeit auf das Zuvorkommendste entgegenkamen, meinen tiefgefühlten und verbindlichsten Dank auszudrücken.

Verzeichnis der Litteratur[1].

Balbiani, E. G., Observations sur *Didinium nasutum* Stein (*Vorticella nasuta* O. Fr. Müller). in: Arch. Z. Expér. Tome 2. 1879.

Brandt, K., Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. in: Mitth. Z. Station Neapel. 4. Bd. 1883.

Bütschli, O., 1. Über Entstehung des Schwärmsprösslings von *Podophrya quadripartita* Clap. et Lachm. in: Jena. Zeit. Naturw. 10. Bd. 1876.

— 2. Einiges über Infusorien. in: Arch. Mikr. Anat. 9. Bd. 1876.

— 3. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. in: Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt. 10. Bd. 1876.

[1] Die mit einem * bezeichneten Arbeiten standen mir nicht zur Verfügung.

Digitized by Google

Bütschli, O., 4. Über *Dendrocometes paradoxus* Stein, nebst einigen Bemerkungen über *Spirochona gemmipara* und die contractilen Vacuolen der Vorticellen. in: Zeit. Wiss. Z. 28. Bd. 1877.

Certes, A., 1. Sur une methode de conservation des Infusoires. in: Compt. Rend. 3 Mars, 1879.

—— 2. Analyse microscopique des eaux. in: Assoc. Avancement Sc. 1883.

Claparède, E., et Lachmann, J., 1. Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Vol. I—II. Paris et Genève 1858—59.

—— —— 2. Études etc. Vol. III. Genève 1861. (Mém. Instit. National Genevois. Tome III. 1859—60.)

Cohn, F., 1. Über Fortpflanzung von *Nassula elegans*. in: Zeit. Wiss. Z. 9. Bd. 1857.

—— 2. Neue Infusorien im Seeaquarium. ibid. 16. Bd. 1866.

Dujardin, F., Histoire naturelle des Infusoires. Paris 1841.

Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.

Eichwald, E., 1. Beitrag zur Infusorienkunde Russlands. in: Bull. Natural. Moscou. 17. Bd. 1844.

—— 2. Erster Nachtrag zur Infusorienkunde Russlands. ibid. 1847.

—— 3. Zweiter Nachtrag etc. ibid. 1849.

—— 4. Dritter Nachtrag etc. ibid. 1852.

Engelmann, Th. W., 1. Über die Fortpflanzung von *Epistylis crassicollis*, *Carchesium polypinum* und über Cysten auf den Stöcken des letzteren Thieres. in: Zeit. Wiss. Z. 10. Bd. 1859.

—— 2. Zur Naturgeschichte der Infusorien. ibid. 11. Bd. 1861.

Entz, G., 1. A tordai és szamosfalvi sóstavak ázalagfaunája. A magy. orv. és term. vizsg. XVIII nagygyül. évkönyvei. Budapest 1876.

—— 2. Über einige Infusorien des Salzteiches zu Szamosfalva. Természetrajzi Füzetek. II. Köt. 1878.

—— 3. Beiträge zur Kenntnis der Infusorien. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883.

Fol, H., Contribution à la connaissance de la famille des *Tintinnodea*. in: Arch. Sc. Physiqu. Nat. Genève. (3.) Tome 5. 1881.

Fraipont, J., Recherches sur les Acinetiniens de la côte d'Ostende. in: Bull. Acad. Belg. (2.) Tome 44—45. 1877—78.

*Fresenius, G., Die Infusorien des Seeaquariums. in: Z. Garten. Nr. 3—4. 1865.

Fromentel, E. de, Études sur les Microzoaires, ou Infusoires proprement dits. Paris 1874.

Greeff, R., Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. in: Arch. Naturg. 36.—37. Bd. 1870—71.

*Gosse, Ph. H., On the zoological Position of *Dysteria*. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 5. 1857.

Gruber, A., 1. Neue Infusorien. in: Zeit. Wiss. Z. 33. Bd. 1880.

—— 2. Untersuchungen über einige Protozoen. ibid. 38. Bd. 1883.

—— 3. Über Kern und Kerntheilung bei den Protozoen. ibid. 40. Bd. 1884.

Haeckel, E., Über einige neue pelagische Infusorien. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.

Hertwig, R., Über *Podophrya gemmipara* nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. in: Morph. Jahrb. 1. Bd. 1875.

Digitized by Google

*Huxley, Th. H., On *Dysteria*, a new Genus of Infusoria. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 5. 1857.

Kent, Saville W., A Manual of Infusoria. Vol. 1—2 Text. Vol. 3 Atlas. London 1880—82.

Kowalewsky, M., Beiträge zur Naturgeschichte der Oxytrichinen. in: Physiogr. Denkschr. Warschau. 2. Bd. 1882. (Polnisch.) Vgl. Biol. Centralbl. 3. Bd. 1883. Nr. 8.

Lachmann, J., Über die Organisation der Infusorien, besonders der Vorticellen. in: Arch. Anat. Phys. Berlin. 1856.

Leidy, J., Fresh-Water Rhizopods of North-Amerika. Washington 1879.

Lieberkühn, N., Über Protozoen. in: Zeit. Wiss. Z. 8. Bd. 1856.

Maupas, E., 1. Contribution à l'étude des Acinétiens. in: Arch. Z. Expér. Vol. 9. 1881.

—— 2. Sur les Suctociliés de M. de Merejkowsky. in: Compt. Rend. 26. Dec. 1882.

—— 3. Sur les Suctociliés de M. de Merejkowsky. Seconde Note. ibid. 19. Févr. 1883.

Mereschkowsky (Merejkowsky), C., 1. Studien über Protozoen des nördlichen Russlands. in: Arch. Mikr. Anat. 16. Bd. 1878.

—— 2. Les Suctociliés, nouveau groupe d'Infusoires, intermédiaires entre les Ciliés et les Acinétiens. in: Compt. Rend. 11. Dec. 1882.

—— 3. Sur les Infusoires Suctociliés. ibid. 22. Janv. 1883.

Müller, O. Fr., Animalcula Infusoria. Hauniae 1786.

Perty, M., Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern 1852.

*Quennerstedt, A., Bidrag til Sveriges Infusorie-fauna. I—II. in: Acta Universitatis Lundensis. 1865—67.

Rees, J. van, Zur Kenntnis der Bewimperung der hypotrichen Infusorien. Amsterdam 1881.

Schmarda, C. L., 1. Kleine Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Wien 1846.

—— 2. Zur Naturgeschichte Ägyptens. in: Denkschr. Akad. Wien. 7. Bd. 1854.

Stein, Fr., 1. Untersuchungen über die Entwicklung der Infusorien. in: Arch. Naturg. 1849.

—— 2. Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854.

—— 3. Der Organismus der Infusionsthiere. 1. Abth. Leipzig 1859.

—— 4. Der Organismus etc. 2. Abth. Leipzig 1867.

Sterki, V., 1. Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. in: Zeit. Wiss. Z. 31. Bd. 1878.

—— 2. *Tintinnus semiciliatus*. ibid. 32. Bd. 1879.

Udekem, M. J. d', 1. Recherches sur le développement des Infusoires. in: Mém. Acad. Belg. Tome 30. 1856.

—— 2. Description des Infusoires de la Belgique. ibid. Tome 34. 1862.

Wrześniowski, A., 1. Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien. in: Arch. Mikr. Anat. 5. Bd. 1869.

—— 2. Beobachtungen an Infusorien in der Umgebung von Warschau. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870.

3. Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. ibid. 29. Bd. 1877.

Digitized by Google

I. Aufzählung der beobachteten Infusorien[1].

1. Fam. Acinetina Ehrbg.

1. *Acineta foetida* **Maup.**

Acineta tuberosa, Stein, **2.** 220.
» » Entz, **2.** 240.
» *foetida*, **Maupas, 1.** 315.

Sehr gemein auf Algen, Hydroiden, auf der Oberfläche von Salpen etc.; besonders massenhaft in länger aufbewahrtem, faulendem Seewasser.

2. *Acineta patula* **Clap. et Lachm.**

Acineta patula, Claparède et Lachmann, **1.** 387, **2.** 135.

Auf Hydroiden; selten.

3. *Acineta vorticelloïdes* **Fraip.**

Acineta vorticelloïdes, Fraipont, II. 290.

Auf Hydroiden; selten.

4. *Hemiophrya gemmipara* **Hertw. sp.**

Podophrya gemmipara, R. Hertwig, 20.
Hemiophrya gemmipara, S. Kent, 823.
» » Maupas, **1.** 325.

Sehr gemein auf Hydroiden.

†5. *Trichophrya Salparum* **n. sp.**

2. Fam. Enchelina St.

†6. *Mesodinium Pulex* **Clap. et Lachm. sp.**

7. *Lacrymaria Olor* **Müll. sp.**

Vibrio Olor, O. Fr. Müller, 75.
Trichoda versatilis, O. Fr. Müller, 178.
Trachelocerca Olor, Ehrenberg, 342.
Lacrymaria Olor, Claparède et Lachmann, **1.** 298.

Häufig zwischen faulenden Algen.

†8. *Trachelocerca Phoenicopterus* **Cohn.**

3. Fam. Trachelina St.

†9. *Amphileptus Claparèdii* **St.**

10. *Lionotus Folium* **Duj. sp.**

Dileptus Folium, Dujardin, 409.
Loxophyllum Fasciola (pro parte), Claparède et Lachmann, **1.** 361.
Litonotus Folium, Wrześniowski, **2.** 497.

11. *Lionotus Fasciola* **Müll. sp.**

Vibrio Fasciola, O. Fr. Müller, 69.
Amphileptus Fasciola, Ehrenberg, 336.
Loxophyllum Fasciola (pro parte), Claparède et Lachmann, **1.** 361.
Litonotus Fasciola, Wrześniowski, **2.** 500.
» » Entz, **2.** 226.

Beide Arten gemein zwischen faulenden Algen.

---

[1] Die mit einem † bezeichneten Arten werden im II. Abschnitt dieser Arbeit eingehend besprochen werden.

Digitized by Google

†12. *Lionotus grandis* Entz.

4. Fam. Colepina Ehrbg.

†13. *Stephanopogon Colpoda* n. g. et n. sp.

5. Fam. Cinctochilina St.

14. *Cyclidium Glaucoma* Müll. sp.

Cyclidium Glaucoma, O. Fr. Müller, 80.[1]
» » Ehrenberg, 245.
Alyscum saltans, Dujardin, 391.

Zwischen faulenden Algen massenhaft.

15. *Pleuronema Chrysalis* Ehrbg. sp.

Paramecium Chrysalis, Ehrenberg, 352.
Pleuronema crassa } Dujardin, 474—475.
» *marina* }
» *Chrysalis*, Perty, 146.
» » Claparède et Lachmann, 1. 274.

Zwischen Algen einzeln, aber ziemlich häufig; unterscheidet sich nicht von *Pl. Chrysalis* der süßen Gewässer.

16. *Lembus velifer* Cohn.

Lembus velifer, Cohn, 2. 270.

Zwischen faulenden Algen ziemlich häufig.

17. *Anophrys sarcophaga* Cohn.

Anophrys sarcophaga, Cohn, 2. 273.

Zwischen faulenden Algen und faulenden Seethieren.

6. Fam. Chlamydodonta St.

†18. *Nassula hesperidea* n. sp.

†19. *Nassula microstoma* Cohn.

20. *Chlamydodon Mnemosyne* Ehrbg.

Chlamydodon Mnemosyne, Ehrenberg, 377.
» » Stein, 3. 116.

Zwischen Algen ziemlich häufig, aber immer nur einzeln.

†21. *Chlamydodon Cyclops* Entz.

†22. *Aegyria Oliva* Clap. et Lachm.

†23. *Rhabdodon falcatus* n. g. et n. sp.

7. Fam. Onychodactylina n. f.

†24. *Onychodactylus Acrobates* n. g. et n. sp.

8. Fam. Dysterina Clap. et Lachm.

25. *Dysteria monostyla* Ehrbg. sp.

Euplotes monostylus, Ehrenberg, 380.
Ervilia Legumen, Dujardin, 455.
» *monostyla*, Stein, 3. 119.

Zwischen Diatomeen ziemlich häufig.

†26. *Dysteria armata* Huxl.

Digitized by Google

27. *Trochilia sigmoides* Duj.

Trochilia sigmoides, Dujardin, 455.
» » Stein, **3.** 118.

Zwischen Diatomeen häufig, aber immer nur in einzelnen Exemplaren.

9. Fam. Spirostomea St.

28. *Condylostoma patens* Müll. sp.

Trichoda patens, O. Fr. Müller, 181.
Kondylostoma patens, Bory de St. Vincent, Encyclop. méthod. 1824, 478.
Kondylostoma patens, Dujardin, 516.
» » et *patula*, Claparède et Lachmann, **1.** 244, 246.
Condylostoma patens, Stein, **4.** 173.

Zwischen frischen, aber noch mehr zwischen faulenden Algen sehr häufig und massenhaft.

10. Fam. Stentorina St.

29. *Freia Ampulla* Müll. sp.

Vorticella Ampulla, O. Fr. Müller, 283.
Folliculina Ampulla, Lamarck, Hist. nat. des Anim. sans vertèbres, II. 30.
Lagotia viridis, *hyalina* et *atropurpurea*, Streithill Wright, New Philosoph. Journ. Vol. VII. 277.
Freia Ampulla, Claparède et Lachmann, **1.** 221.
» » Stein, **4.** 275.
Folliculina Ampulla, S. Kent, 597.

Auf schmutzigen Steinen des Hafens der Santa Lucia, in Gesellschaft von *Haliphysema Tomanowiczii*, *Ascetta alba* und *Perophora Listeri*, namentlich aber an der Umrandung der letztgenannten Ascidie, in großer Menge.

30. *Freia elegans* Clap. et Lachm.

Freia elegans, Claparède et Lachmann, **1.** 220.
» » Stein, **3.** 289.

Ich fand diese seltenere Art nur ein einziges Mal in mehreren Exemplaren auf einem pelagisch gefischten Holzsplitterchen.

11. Fam. Oxytrichina Ehrbg.

†31. *Holosticha flava* mihi.

†32. *Oxytricha Scutellum* Cohn.

33. *Oxytricha gibba* Müll. sp.

Trichoda gibba, O. Fr. Müller, 179.
Oxytricha gibba, Dujardin, 418.
» » Stein, **3.** 184.

In Gesellschaft anderer Oxytrichinen, zwischen frischen und faulenden Algen häufig.

†34. *Oxytricha saltans* Cohn sp.

35. *Epiclintes auricularis* Clap. et Lachm. sp.

Oxytricha auricularis, Claparède et Lachmann, **1.** 148.
Epiclintes auricularis, Stein, **4.** 150.
» » Mereschkowsky, **1.** 164.

Zwischen frischen Algen häufig, aber immer nur in einzelnen Exemplaren.

Digitized by Google

† 36. *Uroleptus Zignis* n. sp.

† 37. *Urostyla gracilis* n. sp.

† 38. *Urostyla Concha* n. sp.

† 39. *Stichotricha Inquilinus* n. sp.

12. Fam. Euplotina Ehrbg.

40. *Euplotes Charon* Müll. sp.

Trichoda Charon, O. Fr. Müller, 229.
Euplotes Charon, Ehrenberg, 379.
Ploesconia Charon, Dujardin, 439.
Euplotes Charon, Claparède et Lachmann, **1.** 173.
» » Stein, **8.** 137.

Sehr gemein und oft massenhaft.

41. *Euplotes patella* Ehrbg.

Euplotes Patella, Ehrenberg, 378.
Ploesconia Patella, Dujardin, 435.
Euplotes Patella, Claparède et Lachmann, **1.** 170.
» » Stein, **8.** 135.

Mit *Euplotes Charon*, aber seltener.

42. *Euplotes Harpa* St.

Euplotes Harpa, Stein, **8.** 137.

Mit den Vorigen, aber seltener und einzeln.

43. *Styloplotes appendiculatus* Ehrbg.

Stylonychia appendiculata, Ehrenberg, 373.
Ploesconia Scutum, *Dinophrys marina* } Dujardin, 437, 445.
Schizopus norwegicus, Claparède et Lachmann, **1.** 182.
Styloplotes appendiculatus, Stein, **8.** 132.

44. *Uronycha transfuga* Müll. sp.

Trichoda transfuga, » *cursor* } O. Fr. Müller, 221, 224.
Campylopus paradoxus, Claparède et Lachmann, **1.** 185.
Uronychia transfuga, Stein, **8.** 129.

Mit *Styloplotes appendiculatus* und den Euploten gemein und oft massenhaft.

13. Fam. Aspidiscina Ehrbg.

45. *Aspidisca Lynceus* Müll. sp.

Trichoda Lynceus, O. Fr. Müller, 225.
Aspidisca Lynceus, Ehrenberg, 344.
Coccudina crassa, Dujardin, 446.
Aspidisca Lynceus, Claparède et Lachmann, **1.** 191.
» » Stein, **8.** 123.

In Gesellschaft von Euploten zwischen frischen und faulenden Algen häufig.

46. *Aspidisca Lyncaster* Müll. sp.

Trichoda Lyncaster, O. Fr. Müller, Zoolog. Danica, Vol. I. 9.
Aspidisca Lyncaster, Stein, **8.** 122.

Mit *Aspidisca Lynceus*, aber seltener.

Digitized by Google

47. *Aspidisca turrita* Ehrbg. sp.

Euplotes turritus, Ehrenberg, 380.
Aspidisca turrita, Claparède et Lachmann, **1.** 189.
» » Stein, **3.** 124.

Mit *Aspidisca Lynceus*, ziemlich häufig.

48. *Aspidisca polystyla* St.

Aspidisca (Subgenus *Onychaspis*) *polystyla*, Stein, **3.** 125.

Mit den übrigen Aspidiscen und den Euploten, in einzelnen Exemplaren.

14. Fam. Halterina Clap. et Lachm.

†49. *Strombidium sulcatum* Clap. et Lachm.

†50. *Strombidium tintinnodes* n. sp.

15. Fam. Tintinnodea Clap. et Lachm.

†51. *Tintinnus Ganymedes* n. sp.

†52. *Tintinnus Anadyomene* n. sp.

†53. *Tintinnus Amphora* Clap. et Lachm.

†54. *Tintinnus Inquilinus* Müll. sp.

†55. *Codonella beroidea* St. sp.

†56. *Codonella urniger* n. sp.

†57. *Codonella ventricosa* Clap. et Lachm. sp.

†58. *Codonella Lagenula* Clap. et Lachm. sp.

†59. *Codonella Ampulla* Fol. sp.

†60. *Codonella perforata* n. sp.

†61. *Dictyocysta Templum* Haeck.

16. Fam. Vorticellina Ehrbg.

62. *Vorticella nebulifera* Müll.

Vorticella nebulifera, O. Fr. Müller, 317.
» » Ehrenberg, 270.
» „ Dujardin, 557.
» *marina*, Greeff, 210.
» *nebulifera*, S. Kent, 673.

Auf Algen, Hydroiden, Decapoden etc. häufig.

63. *Vorticella microstoma* Ehrbg.

Vorticella cyathina } O. Fr. Müller, 311, 324.
» *gemella* }
» *microstoma*, Ehrenberg, 272.
» *infusionum*, Dujardin, 558.
» *microstoma*, Stein, **2.** 140.

In lange aufbewahrtem Seewasser mit faulenden Algen.

†64. *Spastostyla Sertulariarum* mihi.

†65. *Zoothamnium Mucedo* n. sp.

66. *Zoothamnium alternans* Clap. et Lachm.

Digitized by Google

Zoothamnium alternans, Claparède et Lachmann, **1.** 103.
» » Greeff, 355.
» » S. Kent, 695.

Mit *Zoothamnium Mucedo* massenhaft auf Algen (namentlich Ceramium), Hydroiden, Crustaceen etc.

17. Fam. Urceolarina St.

67. *Licnophora Auerbachii* Cohn sp.

Trichodina Auerbachii, Cohn, **2.** 292.
Licnophora Auerbachii, Claparède, Annales des Sc. naturelles. Vol. VIII, 1867.
Licnophora Auerbachii, S. Kent, 651.

Auf den Kiemen der Aplysien und auf der Oberfläche von *Thysanozoon*.

18. Fam. Ophrydina Ehrbg.

†68. *Cothurnia crystallina* Ehrbg.

†69. *Cothurnia compressa* Clap. et Lachm.

†70. *Cothurnia nodosa* Clap. et Lachm.

†71. *Cothurnia curvula* Entz.

Um eine möglichst vollständige Liste der bis jetzt aus dem Golfe von Neapel bekannten Infusorien zu geben, will ich hier noch *Tintinnus mediterraneus* var. *neapolitanus* Mereschk. (Ann. a. Mag. N. H. April 1881. Vgl. S. Kent, 610), ferner das von Prof. Ray Lankester auf faulenden *Terebella*-Eiern entdeckte und unter dem Namen *Torquatella typica* beschriebene (Q. Journ. Micr. Sc., Vol. XIII, 1874. Vgl. S. Kent, 621), sonderbare Infusionsthier erwähnen. Endlich muss ich hier noch eine von Dr. Eduard Meyer in der Leibeshöhle der Amphicteniden und Terebellen entdeckte neue Art von *Balantidium* anführen. Da mir der genannte Forscher vor kurzer Zeit ein wohl conservirtes, reiches Material zuzusenden die Gefälligkeit hatte, so behalte ich mir vor, die in Rede stehende Art in einer anderen Arbeit zu beschreiben.

II. Beschreibung neuer oder weniger bekannter Arten.

Trichophrya Salparum n. sp.

Die Gattung *Trichophrya* mit der einzigen Art *Tr. Epistylidis* wurde von Claparède und Lachmann auf eine eigenthümliche Acinetine gegründet, welche sie, stets in Gesellschaft von *Podophrya quadripartita*, an den Stöcken von *Epistylis plicatilis* fanden (**1.** 386, **2.** 131). Die Diagnose der Art lautet: »Corps long et étroit, avec un grand nombre de faisceaux de suçoirs disséminés sur son pourtour. Vésicules con-

Digitized by Google

tractiles nombreuses. Nucléus en forme de bande longue et arquée. Le corps dans toute sa longueur sur des pédoncules d'*Epistylis plicatilis*.« Vor Claparède und Lachmann wurde diese Acinetine bereits von d'Udekem an den Stielen von *Epistylis plicatilis* beobachtet (1) und als ungestielte Form (»Acinète sessile«) von *Podophrya quadripartita* (»Acinète à style«) aufgefasst, welche sich aus den in Opalinen umgewandelten Individuen von *Epistylis* (d. h. aus den räuberischen Amphilepten) entwickeln, mithin in die Formenreihe von *Epistylis plicatilis* gehören soll[1]. Stein wies auf die Ähnlichkeit von *Tr. Epistylidis* mit *Dendrosoma Astaci* hin und hielt es für wahrscheinlich, dass die beiden Acinetinen identisch seien (4. 143); auf diese Vermuthung werde ich noch zurückkommen.

Herr Dr. Paul Mayer machte mich darauf aufmerksam, dass *Salpa democratica* in ihrer Kiemenhöhle eine Acinetine beherberge, in welcher ich eine neue Art der Gattung *Trichophrya* erkannte und die ich *Tr. Salparum* nennen will. Die wenigen Exemplare der Salpe, welche ich knapp vor meiner Abreise untersuchen konnte, enthielten ganz constant die *Trichophrya*; leider konnte ich aber diese interessante Acinetine im lebenden Zustande nur flüchtig untersuchen und die folgende Beschreibung stützt sich vornehmlich auf einige ganz ausgezeichnete Präparate von Dr. Paul Mayer, welche er mir abzutreten die Gefälligkeit hatte.

Die Trichophryen finden sich in der weiten Kiemenhöhle von *Salpa democratica* theils regellos zerstreut, theils bilden sie Gruppen von mehreren Individuen, welche offenbar einer Familie angehören und sich fast in gleichen Zwischenräumen festgesetzt haben, so dass ein jedes sein eigenes Jagdgebiet beherrscht. An dem Kiemenbalken fand ich merkwürdigerweise nur an einem Exemplare Trichophryen, hier aber saßen dieselben den ganzen Kiemenbalken entlang in ziemlich gleichen Zwischenräumen. An der Körperoberfläche der Salpen fand ich keine Trichophryen, hingegen einige Exemplare von *Acineta foetida*.

Der Körperform nach sind die einzelnen Individuen von *Tr. Salparum* zwar ziemlich verschieden, dennoch lässt sich aber diese von einer bei den Acinetinen (z. B. *Acineta foetida*, *A. tuberosa* etc.) sehr oft wiederkehrenden Form ableiten. Es ist dies die Form einer von zwei Seiten mehr oder minder flachgedrückten Glocke oder eines Kelches, aus dessen oberem Ende aus zwei seitlichen abgestumpften

[1] Bekanntlich hat d'Udekem seine Lehre vom Generationswechsel der Vorticellinen nach einigen Jahren zurückgezogen und in den »Opalinen« räuberische Amphilepten, in den Acinetinen aber selbständige Infusorien erkannt (2. 6).

Digitized by Google

Kanten, welche oft vorspringende warzenförmige Wülste bilden, die Tentakel wie aus zwei Köchern hervorstrahlen. Bei den meisten Individuen — und diese möchte ich der Form nach für typisch halten — lässt sich diese Form erkennen, jedoch in so fern modificirt, dass sich die untere Hälfte der Glocke nicht ausgebildet hat und die Glockenhälfte mit abgeflachter, breiter Basis der Unterlage aufsitzt. Wenn man sich die Contouren nach unten verlängert vorstellt, lässt sich die charakteristische Form von *Acineta foetida* erhalten. Die Körperform von *Tr. Salparum* verhält sich zu der der Acinetinen mit glockenförmigem Körper etwa wie die einer *Trichodina* zu einer Vorticelle. Diese charakteristische Form einer quer halbirten Glocke kann sich aber bis zur Unkenntlichkeit verzerren, indem sich der Basaltheil des Körpers der Unterlage breiter anschmiegt und in der Richtung der eigentlichen Querachse des Körpers in die Länge wächst, wodurch im Umrisse quadratische, ziegelförmige und auf die Unterlage der Länge nach hingegossene Formen entstehen, welch letztere an die langgezogene Form der *Tr. Epistylidis* erinnern. Der Scheiteltheil des Körpers ist oft, aber durchaus nicht immer, etwas hervorgewölbt; manchmal aber auch flach, oder sogar mehr oder minder sattelartig eingesenkt. In der Richtung der einen Querachse ist der Körper, wie bereits erwähnt, mehr oder minder zusammengedrückt: je nach dem Grade dieser Zusammendrückung und je nachdem sich der Körper in der mittleren Region hervorwölbt oder einsenkt, bekommt man von der Scheitelansicht ovale, in der Mitte gedunsene oder biscuitförmige Umrissbilder.

Die Länge der Querachse wechselt zwischen 0,03—0,09, die Höhe des Körpers zwischen 0,02—0,05 mm.

Der ganze Körper wird von einer überall anliegenden, zarten, structurlosen Cuticula umhüllt, welche an den beiden abgestumpften oder wulstartig vorspringenden Kanten, aus welchen die Tentakel entspringen, äußerst zart, fast unkenntlich erscheint.

Die Leibessubstanz ist farblos und enthält in wechselnder Menge jene mattglänzenden, verschieden großen, derben Körnchen, welche sämmtlichen Acinetinen eigen sind.

Contractile Vacuolen sind mindestens zwei vorhanden und zwar in der Nähe der tentakelführenden Wülste; an einigen Präparaten unterschied ich noch einen dritten, vacuolenähnlichen, hellen Raum in der mittleren Region des Körpers, unterhalb des Kernes.

Der Kern ist quer gelagert, band- oder hufeisenförmig und enthält in seiner homogenen, gleichmäßig färbbaren Grundsubstanz ziemlich gleich große, sich dunkler färbende, rundliche Körperchen.

Digitized by Google

Die Tentakel stehen ausnahmslos in zwei Garben und strahlen, wie erwähnt, aus den bald einfach abgestutzten, bald wulst- oder warzenförmig vorstehenden Ecken des freien Endes des Körpers aus. Sie werden durch feine, hyaline Fäden gebildet, an deren Distalenden sich auch an conservirten Objecten das runde Knöpfchen unterscheiden ließ. Sehr deutlich ließen sich die fadenförmigen Fortsetzungen der Tentakel auch innerhalb des Weichkörpers unterscheiden und bis in die Nähe des Kernes verfolgen. Was die Anordnung der Tentakel anlangt, so ist zwischen *Tr. Salparum* und *Tr. Epistylidis* ein bedeutender Unterschied, da die Garben der Tentakel von *Tr. Epistylidis* in wechselnder, aber stets größerer Anzahl vorhanden sind: bereits die jüngsten der von D'Udekem abgebildeten Exemplare von *Tr. Epistylidis* besitzen vier symmetrisch angeordnete Garben von Tentakeln.

Die Art der Fortpflanzung ließ sich an den mit Carmin gefärbten Präparaten in ihren Hauptzügen zur Genüge verfolgen. Wie die meisten Acinetinen, so pflanzt sich auch *Tr. Salparum* durch innere Schwärmsprösslinge fort. Die Entwicklung derselben geht auf dieselbe Weise vor sich, wie sie durch die Arbeiten von Engelmann, Rich. Hertwig, Bütschli, Fraipont, Maupas hinlänglich bekannt geworden ist. Aus der Mitte des Kernes sprosst eine zapfenförmige Knospe hervor, welche sich mit einer Schicht des mütterlichen Protoplasma umhüllt und zu einem aus Protoplasma und rundem Kern bestehenden kugeligen Sprössling heranbildet. Die Verbindung des mütterlichen Kernes und des Schwärmsprösslings scheint sich bis zur vollständigen Ausbildung des letzteren zu erhalten, und der Schwärmsprössling ist wie durch eine Nabelschnur mit dem mütterlichen Kern verbunden. Den knospenden Kern fand ich bei mehreren Exemplaren ganz homogen, bei anderen hingegen konnte ich eine knäuelartig verschlungene Streifung deutlich wahrnehmen. — Ich habe einen subjectiven Grund, die Betheiligung des mütterlichen Protoplasma an der Heranbildung des Schwärmsprösslings besonders zu betonen, da ich mich in einer früheren Arbeit (2. 252) jener älteren Ansicht von Claparède und Lachmann, Lieberkühn und zum Theil von Stein anschloss, nach welcher sich die Schwärmsprösslinge der Acinetinen lediglich aus dem mütterlichen Kern entwickeln sollen. — Der zum Ausschwärmen reife Sprössling liegt in einer scharf umschriebenen Höhle, welche durch einen kurzen Gang am Scheitel der *Trichophrya* mündet. Von der Art der Bewimperung des Schwärmsprösslings kann ich, da ich nur conservirtes Material untersuchen konnte, nichts Positives mittheilen. Nach d'Udekem tragen die scheibenförmigen Schwärmsprösslinge von *Tr. Epistyl-*

Digitized by Google

lidis drei bis vier Wimperzonen an der schmalen Umrandung ihres Körpers. Bei ganz kleinen, offenbar erst jüngst festgesetzten Trichophryen fand ich, wie bei den Sprösslingen innerhalb des mütterlichen Leibes, noch einen kugeligen Kern, welcher sich mithin nur später streckt und zur definitiven Band- oder Hufeisenform heranwächst.

Die Gattung *Trichophrya* scheint ganz wohl begründet zu sein; es gehören zu derselben zwei Acinetinen, deren Hauptcharaktere sich in Folgendem zusammenfassen lassen: die Trichophryen sind unverzweigte, ungestielte, mit breiter Basis aufsitzende Acinetinen mit zwei, vier oder mehreren Tentakelgarben, mehreren contractilen Vacuolen und langgestrecktem Kern. Die beiden Arten lassen sich durch die Zahl ihrer Tentakelgarben ganz scharf unterscheiden: *Tr. Salparum* trägt stets nur zwei, *Tr. Epistylidis* hingegen wenigstens vier, gewöhnlich aber noch mehr Tentakelgarben.

Der scheinbaren Wohlbegründung und der Selbständigkeit der Gattung *Trichophrya* treten aber gewisse Bedenken entgegen, und namentlich sind es zwei Ansichten, welche hier nicht unberücksichtigt gelassen werden dürfen. Von Stein wird nämlich, wie bereits eingangs erwähnt, behauptet, dass sich *Trichophrya* von der Gattung *Dendrosoma* nicht genügend unterscheiden lässt, und für wahrscheinlich gehalten, dass *Tr. Epistylidis* mit seinem *Dendrosoma Astaci*, mit welchem sie die größte Ähnlichkeit hat, geradezu identisch sei (4. 143). Ein ganz anderer Zusammenhang von *Tr. Epistylidis* mit einer anderen Acinetine wird von d'Udekem vertreten, welcher in seiner »Acinète sessile« (= *Tr. Epistylidis* Clap. et Lachm.) nur die ungestielte Form seiner »Acinète à style« (= *Podophrya quadripartita* Clap. et Lachm.) erblickt. *Dendrosoma* und *Podophrya quadripartita* sind nun Formen, welche so weit von einander verschieden sind, wie nur immer zwei Infusorien innerhalb derselben natürlichen Gruppe verschieden sein können. Und dennoch scheint es mir, dass das eventuelle Zusammengehören von *Tr. Epistylidis* mit *Podophrya quadripartita* eben so wenig zurückgewiesen werden kann, wie das Zusammengehören mit *Dendrosoma*. Die jüngste Form von *Tr. Epistylidis* wird von d'Udekem, vom Scheitel gezeichnet, als eine quadratische Scheibe dargestellt mit einem runden Kern und an den vier Ecken mit Wülsten, aus welchen die Tentakelgarben ausstrahlen (d'Udekem, 1. Fig. 23). Auf dieser Phase der Entwicklung lässt sich *Tr. Epistylidis* von einer jugendlichen *Podophrya quadripartita* eben so wenig unterscheiden, wie *Tr. Salparum* von einer jugendlichen *Aci-*

Digitized by Google

neta foetida: beide entsprechen dem oberen Theilstück der Glocke der betreffenden gestielten Acinetine. Nach der Darstellung von D'UDEKEM bewahren die Trichophryen zumeist auch weiterhin diesen charakteristischen Bau, welcher dem oberen Theilstücke der Glocke von *P. quadripartita* oder einer Podophrye, deren Stiel und untere Glockenhälfte sich nicht entwickelt hat, entspricht, und entwickeln in ihrem Inneren Schwärmsprösslinge; nur ausnahmsweise kommt es zur Entwicklung jener langgestreckten (bei D'UDEKEM mehrlappigen) Form mit mehreren Tentakelgarben, welche von CLAPARÈDE und LACHMANN für charakteristisch gehalten wird. Nun wird aber von D'UDEKEM — welcher auch den Verschmelzungsprocess von *P. quadripartita* beobachtete — die Vermuthung ausgesprochen, dass seine gestreckten und mehrlappigen, sessilen Acineten — welche ohne Zweifel mit der CLAPARÈDE-LACHMANN'schen *Tr. Epistylidis* identisch sind — dadurch entstehen, dass zwei oder mehrere sessile Acineten verschmelzen. Ein Blick auf die Abbildung von D'UDEKEM (2. Fig. 15) rechtfertigt die Berechtigung dieser Ansicht. Beruht aber diese Darstellung auf reeller Basis, — was nach S. KENT (811) von BADCOCK allerdings in Zweifel gezogen wird, — so wäre der Zusammenhang der angeführten Acinetinen der folgende: *Podophrya quadripartita* kommt eben so, wie dies von der verwandten *P. fixa* (*P. fixa* Ehrbg. und *P. libera* Perty) längst bekannt ist und über allem Zweifel steht, in gestielter (*P. quadripartita*) und in ungestielter, sessiler Form vor, welche letztere der sessilen Acinete mit vier Tentakelgarben von D'UDEKEM entspricht; diese nun kann sich weiter, durch Verschmelzung zweier oder mehrerer Individuen, in die mit mehreren Tentakelgarben versehene CLAPARÈDE-LACHMANN'sche *Trichophrya Epistylidis* umwandeln. — Kehren wir zur STEIN'schen Ansicht zurück, so lässt sich nicht verkennen, dass die *Tr. Epistylidis* in ihrer langgestreckten, der Unterlage angegossenen, oft mehrfach gelappten Form mit ihren vielen Tentakelgarben der Jugendform von *Dendrosoma* in der That zu entsprechen scheint; ob sich aber *Tr. Epistylidis* durch excessives Wachsthum ihrer tentakelführenden Wülste in *Dendrosoma* umwandelt, will ich dahingestellt sein lassen, so viel scheint mir aber gewiss, dass das abenteuerlich gestaltete *Dendrosoma* durch Vermittelung von *Tr. Epistylidis* in die nächste Nähe der Podophryen gebracht wird.

Was nun unsere Art, *Tr. Salparum*, betrifft, so habe ich schon wiederholt hervorgehoben, dass sie manche Einzelnheiten der Organisation mit den glockenförmigen Acinetinen mit zwei Tentakelgarben, namentlich aber mit der überaus gemeinen und auch auf der äußeren

Digitized by Google

Körperoberfläche von *Salpa democratica* vorkommenden *Acineta foetida* gemein hat; in ihrem Jugendzustande, wenn sie noch einen runden Kern besitzt, ist sie von einer jugendlichen *A. foetida* geradezu nicht zu unterscheiden; sie repräsentirt gewissermaßen eine *A. foetida*, bei welcher die Ausbildung des Stieles und der unteren Glockenhälfte unterblieb und deren Kern, entsprechend dem mit breiter Basis aufsitzenden, abgestutzten Körper, in der Richtung der einen Querachse in die Länge wuchs. Anklänge an *Dendrosoma* ließen sich bei *Tr. Salparum*, deren sämmtliche Exemplare stets nur zwei Tentakelgarben tragen, nicht constatiren.

Diese Betrachtungen lassen uns die Gattung *Trichophrya*, welche uns so wohl begründet schien, mit ihren beiden »guten« Species im höchsten Grade verdächtig vorkommen. Es erscheint uns nicht nur nicht unmöglich, sondern geradezu recht wahrscheinlich, dass die Trichophryen nur durch locale Anpassung entstandene, ungestielte Formen von ganz gemeinen gestielten Acinetinen sind und in gewisser Hinsicht der Perty'schen *Podophrya libera* entsprechen, welche auch nichts Anderes ist, als die ungestielte Form der längst bekannten *P. fixa*. Ferner kann auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die *Tr. Epistylidis*, welche in ihrer langgestreckten Form, mit vielen Tentakelgarben, aus der Verschmelzung mehrerer Exemplare der ungestielt gebliebenen *Podophrya quadripartita* entstanden ist, sich durch Auswachsen ihrer tentakelführenden Wülste in *Dendrosoma Astaci* verwandelt.

Mesodinium Pulex Clap. et Lachm. sp.

(Taf. 20. Fig. 8—15.)

Halteria Pulex, Claparède et Lachmann, **1.** 370.
H. tenuicollis, Fresenius, 84.
Acarella Siro, Cohn, **2.** 293.
Mesodinium Pulex, Stein, **4.** 162.
Acarella Siro, Quennerstedt, 32.
Halteria Pulex, Mereschkowsky, **1.** 216.
Acarella Siro, Mereschkowsky, **2.** 1234, **3.** 276.
Mesodinium Pulex, Maupas, **2.** 1381, **3.** 516.
Mesodinium Pulex und *Acarella Siro*, S. Kent, 636.

Digitized by Google

Über dieses kleine Infusionsthier, welches im Weißen Meere, an den norwegischen und schwedischen Küsten, in der Ostsee, an der Küste der Bretagne, so wie im Mittelmeere bei Algier und in der Bucht von Neapel gefunden wurde und mithin eine sehr weite Verbreitung besitzt, entbrannte in der neuesten Zeit vor der Pariser Akademie ein lebhaft geführter Streit zwischen zwei bekannten Forschern, MERESCHKOWSKY und MAUPAS. MERESCHKOWSKY will in *Acarella Siro* (welche er im Sommer des Jahres 1882 auf der Zoologischen Station zu Neapel studirte und von *Halteria Pulex*, welche er vor mehreren Jahren aus dem Weißen Meere anführte, für verschieden hält), da dieselbe außer borstenartigen Wimpern auch noch vier kurze, geknöpfte Tentakel besitzt, den Vertreter einer Gruppe der Infusorien entdeckt haben, welche die Ciliaten sensu strictiori mit den Suctorien verbindet und für welche er die Bezeichnung »Suctociliatae« vorschlägt. MAUPAS hingegen, welcher das in Rede stehende Infusionsthier sowohl von den Bretagner, als den Algierischen Küsten kennt, weist auf die Identität der COHN'schen *Acarella Siro* mit der CLAPARÈDE-LACHMANN'schen *Halteria Pulex* und der von FRESENIUS aufgestellten *H. tenuicollis* hin; weist ferner nach, dass *Acarella Siro* mit dem älteren Speciesnamen *Pulex* in das von STEIN vor COHN aufgestellte Genus einzureihen und vielleicht sogar mit *Mesodinium Acarus* identisch ist. Auch bestreitet MAUPAS das Vorhandensein von geknöpften Tentakeln, weist die Berechtigung der Aufstellung der Gruppe der Suctociliaten entschieden zurück und hält *Mesodinium Pulex* für einen den Halterinen nächst verwandten echten Ciliaten: als Übergangsform zwischen Ciliaten und Suctorien kann nur der von STEIN entdeckte *Actinobolus radians*, aber durchaus nicht *Mesodinium Pulex* angesehen werden.

Da ich mich zur Zeit, als die polemischen Aufsätze von MAUPAS und MERESCHKOWSKY erschienen, eben auf der Zoologischen Station zu Neapel befand, kam es mir sehr erwünscht, als ich in meinen Culturgefäßen *Mesodinium Pulex* zwischen verschiedenen Algen in großer Anzahl antraf: einerseits machte ich mir Hoffnung, die streitigen Punkte zu entscheiden, anderseits aber die Beziehung zwischen *Mesodinium Pulex* und *M. Acarus*, so wie *Actinobolus radians*, welche ich kurz vorher beschrieben hatte (3) und welche von MAUPAS mit Recht in den Streit über *Mesodinium Pulex* gezogen wurde, klar zu legen. In wie fern dies gelang, sollen die folgenden Zeilen zeigen.

Die allgemeine Körperform von *M. Pulex* wurde ziemlich gut von CLAPARÈDE und LACHMANN, von COHN aber ganz vortrefflich dargestellt. Es ist die Form, die ich bei der Beschreibung des *M. Acarus*

Digitized by Google

als Kerobalanenform bezeichnete. Der im Ganzen drehrunde, kegelförmige Körper ist durch eine ringförmige Einschnürung in zwei ungleiche Hälften, den Vorder- und den Hinterleib, getrennt. Der Vorderleib ist schlank, kegelförmig, der Hinterleib bauchig aufgetrieben, oft mit etwas eckigem Contour, nach hinten bald abgerundet, bald gerade abgestutzt, bald in der Mitte etwas eingesenkt. Da sich der ganze Körper, wenn auch nur langsam und zwischen engen Grenzen, contrahiren und strecken, die aufgenommene Nahrung aber den Hinterleib mehr oder minder auftreiben kann, erleidet die allgemeine Körperform nicht eben unbedeutende Veränderungen: von der Form eines Granatapfels bis zu der eines bauchigen Fläschchens lassen sich alle Übergänge finden. Der am meisten contractile Theil des Körpers ist der Vorderleib, der in seiner äußersten Dehnung wie ein schlanker Aufsatz dem Hinterleib aufsitzt und sich an Länge dem letzteren nähert, selbst gleichkommt, ja in seltenen Fällen ihn auch wohl etwas übertrifft; in der extremsten Contraction verkürzt sich hingegen der Vorderleib zu einem fast unscheinbaren ringförmigen Wulst. Nicht selten ist der vordere Theil des Vorderleibes vom hinteren ziemlich scharf abgesetzt und bildet einen kleineren Aufsatz auf dem größeren.

Die Länge des Thierchens schwankt zwischen 0,03—0,04, die größte Breite zwischen 0,02—0,03 mm.

Vorder- und Hinterleib wird gleichmäßig durch eine feine, structurlose Cuticula begrenzt. Das Gebilde, welches Mereschkowsky für eine derbe, resistente und längsgestreifte Cuticula ansieht und welches den Hinterleib umhüllt, nach Cohn aber denselben als eine durchsichtige, ovale, ein wenig abstehende Büchse einschließt, existirt allerdings, ist aber, wie weiter unten gezeigt werden soll, durchaus keine Cuticula, sondern etwas ganz Anderes.

Ecto- und Entoplasma lassen sich nur undeutlich unterscheiden. Im Hinterleib ist das farblose Protoplasma theils durch aufgenommene Nahrungstheile, theils durch verschieden große, mattglänzende Körnchen wie bei den Acinetinen und den meisten Enchelinen getrübt; der Vorderleib hingegen ist stets ganz hyalin.

Der Kern soll nach Mereschkowsky rund oder schwach oval sein; ich fand stets einen länglichen, meist nieren- bis hufeisenförmigen Kern.

Die einzige contractile Vacuole mündet mit der Afteröffnung am hinteren Pole des Körpers. Am vorderen Körperpol befindet sich die Mundöffnung, welche die Nahrungsballen mittels eines den Vorderleib durchziehenden und meist bis in den Hinterleib verfolgbaren geraden,

Digitized by Google

glatten Schlund in das Entoplasma leitet. Die Mundöffnung erscheint nur bei dem weiter unten zu besprechenden Festsaugen durch einen gelappten, scheibenförmigen Lippensaum umgrenzt.

Das Interessanteste an der Organisation von *M. Pulex* ist die Bewimperung und die von MERESCHKOWSKY entdeckten Tentakel.

Von CLAPARÈDE und LACHMANN wurde die Bewimperung ganz unrichtig aufgefasst. Nach genannten Forschern soll sie aus einem Kranz von verhältnismäßig kurzen, starken Borsten — welche den langen, feinen »Springborsten« von *Halteria Grandinella* entsprechen — und aus einigen (auf den Abbildungen sind drei angegeben) Mundborsten (»cirrhes buccaux en très-petit nombre«) bestehen. COHN sagt über die Bewimperung: »An der Grenze zwischen Vorder- und Hinterleib sind die langen Cilien ringförmig eingefügt, welche theils nach vorn, theils geradeaus, theils nach hinten gerichtet sind.« MERESCHKOWSKY endlich: »A la base du col se voit une couronne de longs cils — —. Ces cils ont à peu près la longueur du corps, sont forts, rigides et disposés suivant trois cercles superposés; les cils du cercle moyen sont perpendiculaires au grand axe de l'animal; ceux des deux autres cercles sont dirigés obliquement, ceux du cercle antérieur, vers l'extrémité postérieur. Chaque cercle renferme 7 à 8 cils, de sorte que la couronne tout entière est formée de 21 à 24 cils« (**2.** 1233).

Diese Beschreibung ist unter den dreien jedenfalls die richtigste, entspricht aber doch nicht genau dem Thatbestande.

Nach meinen Beobachtungen besteht das Wimpersystem aus langen, der Körperlänge fast gleichkommenden, aus breiter Basis ausgehenden und fein zugespitzten, flachgedrückten Borsten oder vielmehr Stacheln, welche aus der ringförmigen Einschnürung zwischen Vorder- und Hinterleib entspringen. Diese ganz eigenthümlichen, ziemlich rigiden Cilien, welche ich Stachelborsten nennen will, scheinen in der That in einzelne Kränze geordnet zu sein, welche, wie die Blumenblätter einer gefüllten Blüthe, auf eine sehr schmale Zone zusammengedrängt sind; ob aber diese Kränze wirklich geschlossene Kreise bilden oder aber — was mir viel wahrscheinlicher zu sein scheint — den einzelnen Touren einer enggewundenen Spirale entsprechen, will ich dahingestellt sein lassen. Sowohl die Gesammtzahl der Stachelborsten, als auch die der einzelnen Kränze, welche sich freilich nicht ganz genau bestimmen lässt, ist jedenfalls höher, als sie von MERESCHKOWSKY angegeben wird; auch scheint die Zahl der frei abstehenden Stachelborsten individuellen (vielleicht Alters-) Schwankungen unterworfen zu sein. An großen Exemplaren, welche mit dem Mundende festge-

Digitized by Google

sogen, Heliozoen täuschend ähnlich sehen (Fig. 11), zählte ich bis zu 32 radial abstehende Stachelborsten, welche sich, wie ich mich durch verschiedene Einstellungen des Mikroskops überzeugen konnte, je zu 8 auf vier Kreise oder Touren vertheilen. Ein ganz eigenthümliches Bild giebt *M. Pulex*, wenn es frei schwimmt oder umherkriecht: sein Körper mit den beiden Abschnitten gleicht auf ein Haar einer Spinne en miniature, welche Ähnlichkeit durch die Richtung der vom Körper abstehenden Stachelborsten, welche gleichsam den Füßen der Spinne entsprechen, auf das Überraschendste ergänzt wird. Bei den frei umherschwimmenden Mesodinien muss die Lage und Richtung der vier ersten Stachelborsten sofort auffallen: sie stehen nämlich getrennt von den übrigen, dem Vorderleib fest angeschmiegt, nach vorn, und ihre Spitzen ragen neben dem Munde gleich Dolchen vor. Drei von diesen Stachelborsten sind in den Abbildungen von Claparède und Lachmann sehr charakteristisch dargestellt, wurden aber fälschlich für Borsten des Peristomes (»cirrhes buccaux«) gehalten, welche aus der Umgebung des Mundes entspringen sollen. Schon Stein hat nach den Claparède'schen Zeichnungen den eigentlichen Sachverhalt, und in *Halteria Pulex* ein *Mesodinium* erkannt; S. Kent will hingegen diese jedenfalls richtige Deutung nicht gelten lassen, sondern meint, dass es sich hier um ein »optical misinterpretation« handelt: die zwei seitlichen Stachelborsten sollen den Contourlinien des rüsselartig vorgeschobenen Vorderleibes, die mittlere aber der »pharyngeal perforation« des Rüssels entsprechen (636). Von Mereschkowsky werden diese geraden oder etwas convergirend nach vorn gerichteten Stachelborsten nicht erwähnt, Maupas hat sie hingegen ganz richtig aufgefasst, verfiel aber in den Irrthum, zu behaupten, dass sie den von Mereschkowsky entdeckten kurzen, geknöpften Tentakeln entsprechen, welche Maupas entgangen sind.

Es wurde bereits oben erwähnt, dass nach Cohn der Hinterleib von *M. Pulex* von einer durchsichtigen, etwas abstehenden, ovalen Büchse umschlossen wird, welche an die Hülse einer *Vaginicola* oder *Lagenophrys* erinnert; nach Mereschkowsky hingegen soll der Hinterleib von einer dicken, derben, längsgefalteten Cuticula umgrenzt sein. Dieses Gebilde ist, wie schon erwähnt, in der That vorhanden, ist aber weder eine Büchse, welche sich mit der Hülse der Ophrydinen vergleichen ließe, noch eine einfache, derbe, längsgestreifte Cuticula, sondern ein ganz eigenthümlicher, aus starren Stachelborsten bestehender Mantel. Die zahlreichen Stachelborsten des hintersten Kranzes stülpen sich nämlich, ähnlich den Blumenblättern gewisser Blumen

Digitized by Google

über, um den dicken Hinterleib zu umgreifen und für denselben eine starre Schale zu bilden. Der wahre Sachverhalt stellt sich am klarsten bei der Scheitelansicht dar (Fig. 11, 12): man sieht ganz deutlich die etwas sichelförmig gebogenen Durchschnittsbilder der über einander greifenden, abgeflachten Stachelborsten, während man an Durchschnittsbildern der Profilansicht nur eine einfache, durchsichtige, etwas abstehende Büchse gewahrt; stellt man das Mikroskop in letzterer Lage des Körpers auf die Oberfläche ein (Fig. 9), so sieht man meridional verlaufende Streifen, und man könnte leicht den aus zurückgestülpten Stachelborsten gebildeten Mantel mit MERESCHKOWSKY für eine längsgefaltete Cuticula, oder sogar für eine Myophanschicht halten. Dieser Mantel lässt oft nur einen feinen Spalt für den After; oft ist aber der Afterpol auf einer kleineren oder größeren Fläche unbedeckt, oder es stülpen sich sogar die Distalenden der Stachelborsten des Mantels um und lassen den Afterpol frei hervorragen.

Das Interessanteste an der Organisation von *M. Pulex* sind, wie dies MERESCHKOWSKY mit Recht betont, die von ihm entdeckten Tentakel, von deren Vorhandensein ich mich überzeugte und welche mit den Spitzen der nach vorn gerichteten Stachelborsten nicht verwechselt werden dürfen. Es sind dies vier ganz kurze, mit je einem Knöpfchen endende Fäden, den Tentakeln der Acinetinen durchaus ähnlich, welche symmetrisch angeordnet aus der inneren Umrandung der Mundöffnung entspringen, in sehr geringer Länge vorgestreckt, aber auch ganz eingezogen werden können. Man kann sie sowohl in Profil- (Fig. 8—10, 13, 15), als auch in Scheitelansicht an festgesogenen Exemplaren (Fig. 12) ganz deutlich unterscheiden; in letzterer Ansicht erscheinen ihre Knöpfchen als vier glänzende Kügelchen auf der abgeflachten, lappigen Lippenscheibe.

Die eigenthümliche Art der Locomotion von *M. Pulex* ist hinlänglich bekannt. COHN beschreibt sie kurz, aber treffend mit folgenden Worten: »Mit Hilfe der Wimpern, die es als Füße benutzt, läuft das Thierchen langsam auf der Oberfläche des Wassers umher und gleicht dann ganz einer kriechenden Milbe. Plötzlich hüpft es nach Art einer *Halteria* in gerader Richtung ein Stück fort, um bald darauf wieder umherzulaufen. Manchmal steht es eine Zeit lang ganz still, den Schnabel nach unten, den kugeligen Hinterleib in der als eine äußere kreisrunde Contour erscheinenden Büchse und den Wimperring radial ausgebreitet, gleich den Strahlen eines *Actinophrys*.« — Ich will hier noch des sonderbaren Gebahrens gedenken, welches ich an den Mesodinien beobachtete, während sie Algenfäden umschwärmten,

Digitized by Google

um sich an dieselben anzuheften. Sie stürzen sich, einem abgeschossenen Bolzen gleich, in gerader Richtung auf den Algenfaden, als ob sie sich mit den vier nach vorn gerichteten Spitzen einbohren wollten, prallen dann gewöhnlich in derselben Richtung, in der sie gekommen, rückwärts, um in derselben Bahn abermals zurückzukehren, dann heften sie sich an, um nach kurzer Zeit dasselbe Spiel zu wiederholen, oder sie reißen sich mit Ungestüm los, beschreiben einen Kreis und kehren zu derselben Stelle zurück, oder laufen, wie tastend, den Algenfaden entlang, einem geeigneten Anheftungspunkt nachspähend.

Die Art des Anheftens lässt sich bei der Fixirung von *Mesodinium* an den Objectträger oder das Deckgläschen ganz genau ermitteln: es saugen sich zuerst die kurzen Tentakel fest, dann stülpt sich die Mundumrandung um und saugt sich in der Form einer etwas gelappten Haftscheibe fest. Durch dieses Ansaugen wird der Körper so stark fixirt, dass eine durch Absaugen des Wassers hervorgerufene reißende Strömung nicht im Stande ist das Thierchen fortzuspülen.

Zur Nahrung scheinen dem *M. Pulex* nur aufgeweichte Fetzen, Bruchstücke von Algen zu dienen; nie sah ich es Infusorien verschlingen; auch sah ich nie, dass es den vorderen Theil des Vorderleibes rüsselartig vorstülpt, wie dies durch Balbiani (379) von dem nahe verwandten *Didinium nasutum* bekannt ist und von S. Kent auch von *Mesodinium Acarus* behauptet wird. Die kleinen, geknöpften Tentakel spielen bei der Nahrungsaufnahme als Saugorgane gewiss keine Rolle; es scheint mir aber dennoch sehr wahrscheinlich, dass sie doch nicht einfach nur zum Fixiren des Körpers dienen, sondern dass ihnen dieselbe Function zukommt, wie den Tentakeln des *Actinobolus radians*, von welchen ich vermuthungsweise behauptete (3. 172), dass sie ein Secret liefern, welches die Cellulose-Umhüllung der Algen, an die sie sich fixiren, gleich den Pseudopodien der Vampyrellen, zersetzt und löst, und den Zelleninhalt, welcher dem Infusionsthier zur Nahrung dient, hervorquellen lässt.

Was die Fortpflanzung anlangt, so habe ich außer Quertheilung (Fig. 14) auch eine andere, nämlich eine Art der äußeren Knospenbildung (Fig. 15) angetroffen, bei welcher ein dem Mutterthiere ziemlich gleich großer Sprößling, dessen Längsachse mit der des mütterlichen Körpers einen spitzen Winkel bildet, unterhalb des aus Stachelborsten bestehenden Kranzes heraussprosst. Bei diesem Knospungsprocess scheint zuerst der den Mund führende Vorderleib hervorzusprossen, während sich der Hinterleib durch eine leicht für Längstheilung zu haltende Art vom mütterlichen Hinterleib abhebt. Leider konnte

Digitized by Google

ich das Verhalten des Wimpersystems, so wie andere Details des Knospungsprocesses nicht zur Genüge verfolgen, um ein zusammenhängendes Bild des Vorgangs geben zu können.

Ich will hier noch eine eigenthümliche, epidemisch auftretende Erscheinung erwähnen, welche ich wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte. Im Hinterleibe von *Mesodinium* bilden sich nämlich Kugeln, oder vielmehr Tropfen einer hyalinen, farblosen, gallertigen Substanz, welche durch die Afteröffnung entfernt werden (Fig. 13). Im Wasser quellen diese Tropfen bedeutend auf, um schließlich zu zerfließen. Ich vermuthe, dass dieser Erscheinung ein pathologischer Process zu Grunde liegt. Etwas Ähnliches wurde, wie wir weiter unten sehen werden, von COHN bei einer anderen Encheline, *Metacystis truncata*, beobachtet.

Es seien noch einige Worte über die Synonymie, die Verwandtschaftsbeziehungen und die systematische Stellung von *M. Pulex* gesagt.

Wir finden unser Infusionsthierchen von den Autoren in drei verschiedene Gattungen — *Halteria*, *Acarella* und *Mesodinium* — eingereiht. Was die Gattung *Halteria* anlangt, so wird es wohl Niemand, der die Halterinen kennt, schwer fallen einzusehen, dass die Ähnlichkeit zwischen *Halteria* und unserem Infusionsthierchen eine ganz oberflächliche, unwesentliche, und dass seine Organisation von der der Halterinen grundverschieden ist: die Halterinen besitzen nämlich ein Peristom, welches, wie dies STEIN mit Recht betont (4. 163) und wie ich dies bei der Beschreibung von *Strombidium sulcatum* weiter unten zeigen werde, dem der Oxytrichinen und Euplotinen ganz gleich gebaut ist. Bei *M. Pulex* hingegen ist keine Spur eines Peristoms vorhanden; denn die vermeintlichen »cirrhes buccaux« von CLAPARÈDE und LACHMANN sind, wie wir bereits oben gezeigt haben, gewiss keine adoralen Wimpern, sondern, wie es STEIN ganz richtig auffasste, die spitzen Enden der vier nach vorwärts gerichteten Stachelborsten. Was ferner die eigenthümlichen Stachelborsten anlangt, welche von CLAPARÈDE und LACHMANN als Homologa der langen Springborsten der Gattung *Halteria* angesehen wurden, so kann es wohl kaum zweifelhaft sein, dass diese Homologisirung ganz und gar unbegründet ist, da die Stachelborsten von *Mesodinium* ganz eigenartige, aber echte Wimpern sind, während die Springborsten der Halterien mit den eigentlichen Wimperhaaren nichts gemein haben, sondern mit jenen feinen, steifen Borsten identisch sind, welche bei vielen Infusorien, wie z. B. bei *Cyclidium Glaucoma*, *Loxodes Rostrum*, den Stentoren etc. zwischen

Digitized by Google

den Cilien, oder, wie bei den Oxytrichinen, auf der sonst nackten Rückenfläche vorkommen. Es bleibt also von der ganzen Verwandtschaft der Organisation eigentlich nichts, als eine entfernte Ähnlichkeit der gesammten Körperform und die eigenthümliche hüpfende Bewegungsweise, welche bei der Entscheidung der Verwandtschaft doch gewiss nicht in Betracht gezogen werden dürfen. Da nun zwischen den Halterinen und *Mesodinium* eigentlich gar keine Verwandtschaftsbeziehungen existiren, so muss ich auch die Behauptung S. KENT's, wonach die STEIN'sche Gattung *Mesodinium* die Gattungen *Halteria* und *Didinium* verbinden soll (635), als eine ganz grundlose bezeichnen.

Im Jahre 1862 gründete STEIN die Gattung *Mesodinium* (4. 148) mit der einzigen Art *M. Acarus*, und wies bei der kritischen Besprechung der Halterinen gewiss mit vollem Recht darauf hin, dass die von CLAPARÈDE und LACHMANN zu den Halterinen gerechnete *Halteria Pulex* keine Halterine, sondern ein *Mesodinium* sei (4. 162). COHN, der die große Ähnlichkeit seiner *Acarella Siro* mit *Halteria Pulex* erkannte, trennte sie nur wegen der Anwesenheit der CLAPARÈDE und LACHMANN entgangenen Hülse von der Gattung *Halteria*. Der von COHN gebrauchte Gattungsname muss natürlich der älteren Benennung von STEIN, der Speciesname aber der älteren von CLAPARÈDE und LACHMANN weichen und mithin das Infusionsthier *Mesodinium Pulex* heißen, wie dies von MAUPAS gegenüber MERESCHKOWSKY mit Recht behauptet wurde. Wenn hingegen MERESCHKOWSKY die Identität der *Acarella Siro* mit *Halteria* (rect. *Mesodinium*) *Pulex* in Zweifel zieht und sich darauf beruft, dass er in einer früheren Arbeit *H. Pulex* aus dem Weißen Meere anführte, so müsste diese unbedingt näher beschrieben werden; denn entweder ist das Infusionsthier des Weißen Meeres eine echte *Halteria*, und dann hat es mit der CLAPARÈDE-LACHMANN'schen *Halteria Pulex* nichts gemein — oder ist es mit dieser identisch und dann kann es keine Halterie, sondern nur ein *Mesodinium* sein.

Es wäre noch die Frage zu erledigen, ob *M. Pulex* wegen der Anwesenheit der vier kurzen Tentakel nicht von der Gattung *Mesodinium* zu trennen sei, da doch bei *M. Acarus* keine Tentakel beobachtet wurden. Ich möchte diese Frage einstweilen um so mehr unentschieden lassen, da ich trotz meinen eigenen und trotz STEIN's Untersuchungen durchaus nicht gewiss bin, dass die leicht übersehbaren Tentakel bei *M. Acarus* wirklich nicht vorhanden sind; sollte dies der Fall sein, so wäre *M. Pulex* von *M. Acarus* jedenfalls zu trennen und als Vertreter einer besonderen, dem *Mesodinium* nächst verwandten Gattung (*Acarella*, COHN) anzusehen.

Digitized by Google

Ich glaube, dass nach dem eben Mitgetheilten kein Zweifel darüber sein kann, dass an die Einreihung von *M. Pulex* in die Familie der Halterinen nicht mehr gedacht werden darf. STEIN hat dies auch erkannt und gründete für *Mesodinium*, *Didinium* und *Urocentrum* eine besondere Familie, die der Cyclodineen, welche er der Abtheilung der Peritrichen einverleibte (**4.** 168). Nun zeigte ich aber in einer Arbeit (**3.** 179), dass die zwei nächst verwandten Genera *Mesodinium* und *Didinium* mit dem dritten im Bunde, d. h. mit *Urocentrum Turbo* absolut gar keine Charaktere gemein haben und mithin nicht vereinigt bleiben dürfen; ferner war ich in der angeführten Arbeit bestrebt klar zu legen, dass die Organisation von *Mesodinium* und *Didinium* von der der eigentlichen Peritrichen grundverschieden ist, aber, die reducirte und etwas modificirte Bewimperung ausgenommen, mit der der Enchelinen übereinstimmt: »Sie sind nichts als Enchelinen, deren Bewimperung auf einen, respective zwei Wimperkränze reducirt ist.« Was namentlich das eigenthümliche Wimpersystem von *Mesodinium* anlangt, so ist es jedenfalls mit dem aus längeren Wimpern bestehenden Kragen unterhalb des Mundaufsatzes, des Köpfchens anderer Enchelinen, z. B. von *Lacrymaria*, oder von *Trachelocerca Phoenicopterus*, homolog und erlangte nur eine ganz eigenartige hohe Entwicklung, während die Ausbildung der holotrichen Bewimperung unterblieb. Was die von MERESCHKOWSKY so bestimmt ausgesprochene Verwandtschaft von *M. Pulex* mit den Acinetinen betrifft, welche von MAUPAS eben so entschieden zurückgewiesen wurde, so kann ich mich ganz kurz fassen. Ich habe nämlich in meiner wiederholt angeführten Arbeit, vor dem Erscheinen der Publication von MERESCHKOWSKY und bevor ich noch *M. Pulex* zu untersuchen Gelegenheit hatte, darauf hingewiesen, dass man die Enchelinen überhaupt, namentlich aber außer *Actinobolus radians* *Didinium* und *Mesodinium* für die nächsten Verwandten der Acinetinen anzusehen habe: durch die Entdeckung der Tentakel von *M. Pulex* wurde nun die Richtigkeit dieser Behauptung nur noch fester begründet. Der Einwand von MAUPAS, wonach *Actinobolus radians*, aber durchaus nicht das von diesem ganz verschieden organisirte und von MAUPAS zu den Halterinen gerechnete *M. Pulex* als Vermittler zwischen den Ciliaten und Suctorien anzusehen ist, fällt von selbst weg; denn *M. Pulex* ist, wie wir gezeigt haben, keine Halterine, sondern gleich dem *Actinobolus radians* ein Mitglied der Familie der Enchelinen.

Digitized by Google

Trachelocerca Phoenicopterus Cohn.

(Taf. 20 Fig. 1—7.)

Vibrio Sagitta
» *Utriculus* } O. Fr. Müller, 59, 68.

Trachelocerca Sagitta, Ehrenberg, Monatsber. d. Berl. Akad. 1840.

Trachelius teres
» *Lamella* } Dujardin, 400.

Trachelocerca Sagitta, Stein, **3.** 80.
» *Phoenicopterus*, Cohn, **2.** 262.

Choenia vorax, Quennerstedt.

Choenia teres
Trachelocerca Phoenicopterus } S. Kent, 516, 521.

Choenia teres
Trachelocerca Phoenicopterus } Gruber, **3.** 141.

Dieses Infusionsthier fand ich hin und wieder vereinzelt zwischen frischen Algen, an der Oberfläche mit Vegetation überzogener, schmutziger Steine, massenhaft hingegen in der Gesellschaft verschiedener Fäulnisinfusorien im Bodensatz und am Wandbeleg meiner Culturgefäße, welche abgestandenes Seewasser mit verschiedenen, zum Theil in Fäulnis übergegangenen Algen enthielten. Seine bedeutende Größe und sein unter geeigneten Bedingungen massenhaftes Auftreten stempeln ihn zu einem der auffallendsten Infusorien, welches, wie es scheint, in allen europäischen Meeren vorkommt.

Eine Reihe mariner Infusorien mit langgestrecktem, contractilen Körper, langem Halse und endständigem Munde wurde schon von O. Fr. Müller beschrieben, und man könnte mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit die eine oder die andere für unsere Art halten. Cohn führt die folgenden Müller'schen Arten an, die hier berücksichtigt werden dürften: *Vibrio Sagitta*, *V. strictus*, *V. Anas*, *Trichoda Melitea* und *Tr. versatilis* und meint: »Sollte ich meine Species unter einer der Müller'schen Figuren construiren, so könnte es nur der *Vibrio Anas* sein.« Diese Ansicht kann ich durchaus nicht theilen, da ich in den sauberen Abbildungen (Müller's Taf. X Fig. 3—5) eine höchst charakteristische Darstellung eines *Lionotus* — welcher vielleicht mit dem weiter unten zu beschreibenden *L. grandis* identisch ist — erkenne. Von den anderen Müller'schen Species ist *Vibrio strictus* und *Trichoda Melitea* allem Anscheine nach nichts Anderes als *Lacrymaria Olor*; *Trichoda versatilis* aber, welche unter dem Namen *Trachelocerca*

Digitized by Google

versatilis auch von S. KENT angeführt und mit *Tr. Phoenicopterus* für identisch gehalten wird (516), dürfte nach den Abbildungen von MÜLLER eine *Lacrymaria*, nach der Darstellung S. KENT's aber wahrscheinlich *Lionotus Folium* sein. Zwei Infusorien scheinen aber dennoch, nach der Beschreibung und den Abbildungen MÜLLER's zu urtheilen, mit *Tr. Phoenicopterus* in der That identisch zu sein, und dies sind *Vibrio Sagitta* und *V. Utriculus*. — Im Jahre 1840 gab EHRENBERG die kurze Diagnose von *Trachelocerca Sagitta* aus der Ost- und Nordsee, welche höchst wahrscheinlich mit der COHN'schen Art identisch ist; ganz bestimmt lässt sich das freilich nicht behaupten und man kann CLAPARÈDE und LACHMANN nur Recht geben, wenn sie behaupten: »Il est impossible de se faire de cette simple diagnose de deux lignes, une idée de l'animal auquel ce nom doit se rapporter« (303). Eine kurze, beiläufige Bemerkung von STEIN (3. 80) lässt einen berechtigten Zweifel darüber, dass das von STEIN mit EHRENBERG's *Trachelocerca Sagitta* für identisch gehaltene Infusionsthier demselben wirklich entspricht, da EHRENBERG in seiner kurzen Diagnose ein Köpfchen erwähnt, während das Infusionsthier von STEIN dasselbe entbehrt und STEIN eben diesen Mangel des rüsselartigen Köpfchens als Hauptcharakter der Gattung *Trachelocerca* ansieht, wodurch diese sich von der nahe verwandten Gattung *Lacrymaria* unterscheidet. Von den DUJARDIN'schen Arten können eventuell die beiden marinen Trachelien, *Trachelius teres* und *Tr. Lamella*, unserem Infusionsthier entsprechen; beide sind aber so mangelhaft untersucht — von ihrem Kern, Vacuole, Mund, dem näheren Verhältnis der Bewimperung, von der Contractilität des Körpers etc. ist gar nichts mitgetheilt — dass es mir ganz unerklärlich ist, wie sich S. KENT überzeugen konnte, dass QUENNERSTEDT's *Choenia vorax* mit DUJARDIN's *Tr. teres* identisch ist (S. KENT, 521). Die erste befriedigende Beschreibung unseres Infusionsthieres, nach welcher man es sicher erkennen kann, stammt von COHN, welcher es in seinem Seeaquarium, welches Wasser aus Helgoland und Dorsetshire enthielt, beobachtete, in das von STEIN enger umschriebene Genus *Trachelocerca* einreihte und, da die Species *Tr. Sagitta*, mit welcher es wahrscheinlich identisch ist, nach der knappen Diagnose von EHRENBERG nicht sicher zu erkennen ist, als *Tr. Phoenicopterus* bezeichnete. Ein Jahr später wurde dasselbe Infusionsthier von QUENNERSTEDT an den schwedischen Küsten entdeckt und unter dem Namen *Choenia vorax* beschrieben[1]; S. KENT untersuchte es aus Seewasser

[1] Da mir QUENNERSTEDT's Arbeit nicht zur Verfügung steht, nehme ich die Daten aus S. KENT's »Manual«.

Digitized by Google

bei St. Heliers auf Jersey und identificirte es, wie eben erwähnt, mit DUJARDIN's *Trachelius teres*; während er aber nach der mangelhaften Beschreibung und Abbildung von DUJARDIN die Identität festzustellen vermochte, scheint er die Möglichkeit der Identität von *Ch. teres* mit *Tr. Phoenicopterus* gar nicht in Erwägung gezogen zu haben. Nach der Beschreibung von S. KENT (517) könnte man auch QUENNERSTEDT's *Trachelocerca tenuicollis* mit *Tr. Phoenicopterus* identisch halten.

Trachelocerca Phoenicopterus ist ein Infusionsthier von extremster Metabolie; ihre Form wechselt von der eines Eies (Fig. 6) bis zu der eines langen, glatten Bandes oder einer knotigen Nemertine (Fig. 1, 5). Oft trifft man sie in der Form einer gedrungenen *Enchelys* (Fig. 6), welche sich blitzschnell streckt und einen langen, schlanken Hals aussendet, welcher, gleich dem von *Lacrymaria Olor*, geschäftig-gierig herumtastet, sich bald schlängelt, bald wie ein Stab steift, um eben so blitzschnell wieder eingezogen zu werden. Bald schießt das Thier steif, einem colossalen *Vibrio Bacillus* vergleichbar, durch das Gesichtsfeld, vor- und rückwärts gleich gewandt; bald windet es sich schlangenartig, wie eine *Anguillula*, rollt sich auf, verschlingt sich zu einem Knoten, um wieder die Form eines oft gebuchteten Schlauches oder einer Flasche anzunehmen (Fig. 2, 3). Alle diese mannigfaltigen Gestaltsveränderungen werden, wie COHN bemerkt, mit einer gewissen Grandezza ausgeführt. Hals und Schwanz, wenn er überhaupt zu unterscheiden ist, sind vom Leibe nie scharf abgesetzt, sondern gehen allmählich in denselben über; oft aber nimmt der ganze Körper, wie bereits erwähnt, eine langgezogene Fadenform an — er geht so zu sagen ganz in den Hals auf. Oft traf ich Exemplare, welche sich in ihrer Organisation gar nicht von den übrigen unterschieden, aber nicht die geringste Neigung zur Metabolie zeigten, sondern die gedrungene *Enchelys*- oder die halbgestreckte Schlauchform beibehielten. Sehr eigenthümlich ist es, dass sich beim Zusammenschnellen oft spitzenförmige Vorragungen bilden (Fig. 4), welche sich längere Zeit hindurch unverändert erhalten können; diese Erscheinung macht ganz den Eindruck, als ob rigide Zonen mit contractilen alterniren möchten.

Contrahirte Exemplare haben etwa die Länge von 0,12—0,16 mm, während sie in der extremsten Streckung eine Länge von 0,50—1,00 mm erreichen.

COHN führt den langen, spitzen Schwanz, welcher höchstens bis zur Hälfte eingezogen werden kann, als charakteristisches Merkmal der Species an; dem kann ich nicht beipflichten, im Gegentheil vermisste ich das Schwänzchen sehr häufig gänzlich oder fand gerade das

Digitized by Google

Entgegengesetzte, das heißt, dass sich der Körper nach hinten abrundet, abstutzt, oder sogar am Afterpol etwas einbuchtet (Fig. 2, 3, 5, 6).

Der vordere Körperpol erscheint bei mäßig oder ganz contrahirten Exemplaren einfach abgerundet oder conisch zugespitzt (Fig. 6); bei Exemplaren mit lang vorgestrecktem Hals schwillt derselbe hingegen allmählich an und ist am Mundende abgestutzt (Fig. 1, 4, 5). Das keilförmig gedunsene und abgestutzte Ende des Halses trägt einen Lippenaufsatz mit vier kreuzweise stehenden Lappen, von welchen die im Profil sichtbaren gleich kleinen, spitzen Ohren vorragen; zwischen diesen vier Hauptlappen ließen sich oft noch eben so viele kleinere Zwischenläppchen unterscheiden, so dass der Lippenaufsatz eine Rosette von vier größeren und vier kleineren Läppchen darstellte. Alle Läppchen können sich zu einer conischen Spitze vereinigen, aber auch ganz eingezogen werden und spurlos verschwinden. Nach Cohn soll der Mund von einem einfachen, starren Ringsaum umgeben sein, S. Kent stellt hingegen bei seiner *Choenia teres* die zwei im Profil sichtbaren zipfelförmigen Läppchen sehr charakteristisch dar (S. Kent, Atlas, Pl. XXII Fig. 42).

Cohn führt als charakteristisch auch die bandförmige Abplattung des Leibes an; nach meinen Beobachtungen trifft man *Tr. Phoenicopterus* in der That sehr oft mit bandartig abgeflachtem, allein nicht selten auch mit ganz stielrundem Körper, so dass die Abplattung nicht als charakteristisches Merkmal angesehen werden kann.

Charakteristischer als die Abplattung ist hingegen die quere Ringelung des Körpers, welche sich nicht bloß auf die Cuticula, sondern auf die ganze Grenzschicht erstreckt. So auffallend aber auch diese Ringelung ist (Fig. 2, 3, 4, 6), kann sie bei äußerster Streckung des Körpers dennoch spurlos verschwinden (Fig. 1, 5), was sich wohl nur so erklären lässt, dass sie einfachen Falten der Grenzschicht des Körpers entspricht und durchaus nicht etwa mit den Cuticularstreifen, z. B. mit den sich in schräger Richtung kreuzenden Streifen der verwandten *Lacrymaria Olor* identisch ist, welche selbst bei extremster Streckung des Körpers nicht verschwinden. Ich will hier sogleich auch die Myophanstreifen erwähnen, welche bei verkürzten Exemplaren als hyaline Bänder erscheinen, die von fein granulirten Streifen getrennt werden (Fig. 2). Während der Streckung des Körpers verdünnen sich diese contractilen Bänder und lassen das Ectoplasma fein längsgestreift erscheinen. Cohn beschreibt im Ectoplasma »stäbchenförmige Körperchen in regelmäßigen Abständen eingebettet, welche mit den als Trichocysten bezeichneten Organen identisch sind«; ich fand hingegen

Digitized by Google

nie Trichocysten, obgleich ich auf sie bedacht war; übrigens dürfte es bekannt sein, dass Trichocysten auch bei anderen Infusorien (z. B. bei mehreren Enchelinen, Trachelinen und Nassulinen) zu gewissen Zeiten und an gewissen Localitäten vorhanden sind, zu anderen Zeiten oder in anderen Localitäten hingegen ganz fehlen.

Das Wimpersystem ist ein holotriches, und die einzelnen, ziemlich langen, feinen Wimpern stehen in Längsreihen; am Afterpol sind die Wimpern etwas, aber unbedeutend länger, als am übrigen Körper. Unterhalb des Lippenaufsatzes befindet sich ein Kragen von längeren und steiferen Wimpern, welche in zwei Kränze geordnet zu sein scheinen; die Durchschnittsbilder dieser zwei Wimperkränze erscheinen gewöhnlich in der Form zweier von einander mehr oder minder spitzwinkelig abstehender Borsten (Fig. 1).

Mund und After sind an den zwei entgegengesetzten Körperpolen gelegen. Der Mund führt vermittels eines ganz glatten, nach allen Dimensionen äußerst dehnbaren, trichterförmigen Schlundes in das Entoplasma. An Exemplaren mit lang vorgestrecktem Hals lässt sich der Schlund in der Form einer sich stark verengenden Röhre oft beinahe durch die ganze Länge des Halses verfolgen (Fig. 4, 5) und an seinem Ende oft eine sich mit verschlucktem Wasser füllende Vacuole wahrnehmen (Fig. 4), welche sich, nachdem sie eine gewisse Größe erreicht, vom Schlunde trennt und durch neu sich bildende Vacuolen rückwärts in das Entoplasma gedrängt wird. Die sich auf diese Weise bildenden Flüssigkeitsräume durchziehen oft wie eine Schnur von hellen Perlen die ganze Länge des Körpers oder sie sind regellos zerstreut und verleihen dem Entoplasma ein von Vacuolen durchsetztes, schaumiges Gefüge. Von Cohn wurden diese Vacuolen treu dargestellt, doch irrt der genannte Forscher entschieden, wenn er einen oder zwei der in der Mitte des Körpers gelegenen Safträume für die contractile Vacuole ansieht, denn es ist entschieden nur eine contractile Vacuole vorhanden und zwar am hinteren Ende des Körpers, welche in die ebenfalls am Hinterpole befindliche Afteröffnung mündet. Die Längsfurche, welche nach Cohn an der Schwanzspitze beginnt, bis zur Mitte des Körpers reicht und nach Cohn's Vermuthung vielleicht zum After führt, habe ich stets vermisst und vermuthe, dass sie eine nur ganz zufällige Falte sein dürfte, welche sicher nicht zum After führt, welcher sich, wie eben erwähnt und wie bei den meisten Enchelinen, am hinteren Körperpol öffnet.

In ihrer Nahrung ist *Tr. Phoenicopterus* durchaus nicht wählerisch: man findet in ihrem Inneren Bruchstücke von Algen, ver-

Digitized by Google

schluckte Cyclidien und andere Ciliaten. Leider konnte ich die Nahrungsaufnahme nicht direct beobachten; es kann aber nach der Größe der verschluckten Nahrungsballen wohl mit Recht vorausgesetzt werden, dass sich der Schlund während des Schlingens bedeutend erweitert.

Das stets farblose Entoplasma hat, je nachdem es von Vacuolen durchsetzt, oder aber, wie bei anderen Enchelinen, mit verschieden großen, matt glänzenden Schollen vollgepfropft ist, ein sehr verschiedenes Aussehen. In der Gegend des inneren Schlundendes findet sich sehr oft ein Fleck von stark lichtbrechenden, feinen Körnchen (Fig. 3, 5, 6), der bei durchfallendem Licht schwarz, bei auffallendem kreideweiß erscheint; höchst wahrscheinlich sind diese Körnchen, wie bei anderen Infusorien, Zersetzungsproducte des Stoffwechsels, Harnconcremente, welche aber hier auf einer ganz ungewöhnlichen Stelle vorkommen, da sie sich bei anderen Enchelinen, wie z. B. bei *Actinobolus radians* (Entz, 3. 171), in der Aftergegend ansammeln.

Der Kern wurde sowohl von Cohn, als auch von Quennerstedt und S. Kent vermisst, nach A. Gruber's Untersuchungen aber soll *Tr. Phoenicopterus* überhaupt keinen Kern haben, sondern die Kernsubstanz ist in zahlreichen kleinen Bestandtheilen durch das ganze Protoplasma zerstreut (3. 141). Nach meinen Untersuchungen hingegen ist der Kern einfach, oval, gleichmäßig grob granulirt und liegt ziemlich in der Mitte des Körpers; da sich bei Streckung des Körpers die vordere Hälfte desselben stärker verlängert, als die hintere, so kommt der Kern bei extremer Streckung in das hintere Drittel oder Viertel des Körpers zu liegen (Fig. 1, 5).

Auch über die Fortpflanzung wird von den angeführten Autoren nichts erwähnt. Nach meinen Beobachtungen pflanzen sich die Trachelocercen, wie viele andere Enchelinen nie im freien Zustande fort, sondern umgeben sich, kugelig zusammengezogen, mit einer zartwandigen Cyste, innerhalb welcher dann nach einer Ruhezeit, deren Dauer ich nicht anzugeben vermag und die auch sehr verschieden sein dürfte, die Zweitheilung vor sich geht (Fig. 7). Die aus der Theilung hervorgegangenen, verjüngten Trachelocercen sind in ihrer gedrungenen ovalen Form den mit gestrecktem Körper umherschwärmenden so unähnlich, dass ich sie, hätte ich die charakteristischen Formveränderungen nicht unmittelbar an Individuen verfolgt, welche ihre Cyste unter meinen Augen verlassen hatten, gewiss nicht für *Tr. Phoenicopterus*, sondern eher für Cohn's *Metacystis truncata* gehalten hätte. Ich muss aber erwähnen, dass durchaus nicht immer zwei Individuen die

Digitized by Google

Cysten verlassen, oft schwärmen die Trachelocercen ohne sich zu theilen aus ihren Cysten; diese hatten sich wahrscheinlich nur zur gemächlichen Verdauung encystirt, wie dies auch bei anderen Enchelinen und Trachelinen sehr oft der Fall ist und wohl am bekanntesten von *Trachelius Ovum* und den Amphilepten sein dürfte.

Es sei hier noch auf die auffallende Übereinstimmung im Bau hingewiesen, welche zwischen kleineren, mehr in gedrungener Form verweilenden Trachelocercen und dem von Cohn in der Gesellschaft von *Tr. Phoenicopterus* entdeckten und unter dem Namen *Metacystis truncata* beschriebenen (2. 265) kleinen Infusionsthier obwaltet. Dies hat auch Cohn in Erwägung gezogen, indem er sagt: »Ich vermuthete anfänglich eine entwicklungsgeschichtliche Beziehung zu *Trachelocerca Phoenicopterus*, mit der die *Metacystis* oft gleichzeitig vorkommt, indess lässt sich durchaus kein Anhalt für eine solche Hypothese gewinnen, um so weniger, als die *Metacystis* schon bei einer schwachen Concentration des Seewassers zerfließt, während *Trachelocerca* sich selbst im concentrirtesten Wasser unbeschädigt erhielt.« Ich denke, dass das letztere und eigentliche Argument gegen die Zusammengehörigkeit nur so viel beweist, dass das Plasma von *Metacystis* mehr wasserhaltig ist, als das von *Tr. Phoenicopterus* und in Folge dessen der Concentration der Salze des Seewassers weniger Widerstand entgegensetzt. In dem Verhalten gegen Concentration der Salze lässt sich aber auch bei ganz zweifellos zur selben Species gehörigen Infusorien von verschiedenen Fundorten, oder bei Culturen von verschiedenen Gefäßen die größte Verschiedenheit constatiren: gewisse Infusorien können z. B. in einem Gefäße, in welchem sich die Salze durch allmähliches Verdunsten der Flüssigkeit concentrirt haben, ganz vortrefflich gedeihen, und doch wird ein Tropfen dieser Flüssigkeit dieselbe Species von Infusorien, welche aus einem an Salzen armen Regentümpel, oder aus einem Gefäße herrühren, in welchem das verdunstete Wasser durch Nachgießen ersetzt wurde, augenblicklich tödten und ihr Zerfließen verursachen. Indem ich dieses Ergebnis der Erfahrung in Erinnerung bringe, kann ich dem verschiedenen Verhalten gegen Concentrationen des Seewassers bei der Entscheidung der Frage nach der Zusammengehörigkeit zweier Infusorien gar kein Gewicht beilegen und halte es dem zufolge für sehr wahrscheinlich, dass *Metacystis truncata* nur einer krankhaft verkümmerten Generation von *Tr. Phoenicopterus* entspricht. Für eine krankhafte Entartung spricht aber der Umstand, dass nach Cohn der Hinterkörper fast sämmtlicher Individuen »eine gallertige, das Licht stark brechende, fettig glänzende,

Digitized by Google

ganz körnerlose Blase trägt, deren optisches Verhalten an die »Sarcodetropfen« erinnert, welche manche Infusorien beim Absterben ausschwitzen« und welche sich sehr leicht vom Körper abschnürt. Dass diese Sarcodeblase darum sicherlich keine pathologische Bildung sei, weil sie allen Individuen mit wenigen Ausnahmen zukommt, dürfte kaum stichhaltig sein, da doch COHN unter der Benennung »*Metacystis*« eben nur mit diesen pathologischen Sarcodetropfen behaftete, verkümmerte Trachelocercen zusammenfasste: ähnliche schleimige Degeneration des Protoplasma kommt aber, wie ich bei *Mesodinium Pulex* hervorhob, als eine epidemische Erkrankung auch bei anderen Infusorien vor.

Amphileptus Claparèdii Stein.

(Taf. 25 Fig. 14—16.)

Amphileptus Meleagris, Claparède et Lachmann, **1.** 353, **2.** 156.
A. Claparèdii, Stein, **4.** 104.
A. du Zoothamnium elegans, d'Udekem, **2.** 6.
A. Meleagris, S. Kent, 526.

Zu der Zeit, als die STEIN'sche Acinetentheorie eine neue Epoche in der Kenntnis der Infusorien zu inauguriren versprach, schien eine Entdeckung von d'UDEKEM eine fernere Stütze für die Lehre des Generationswechsels der Infusorien zu bieten, obschon dieselbe in die Auffassung von STEIN nicht ganz hineinpasste und den Generationswechsel der Vorticellinen nur noch complicirter erscheinen ließ. D'UDEKEM wollte nämlich beobachtet haben (**1**), dass sich die Zooïde von *Epistylis plicatilis* einkapseln, sich in opalinenartige holotriche Schwärmer umwandeln, welche einen Acinetenzustand (*Podophrya quadripartita*, die gestielte, *Trichophrya Epistylidis*, die ungestielte Form) eingehen, aus dessen Schwärmsprösslingen sich wieder *Epistylis* entwickeln. Es war den glänzenden Untersuchungen CLAPARÈDE und LACHMANN'S vorbehalten, diese Auffassung ins rechte Licht zu stellen. Die berühmten Verfasser der »Études« zeigten nämlich, dass die opalinenartigen Schwärmer, welche auch bei *Carchesium polypinum* vorkommen, durchaus keine eingekapselten Vorticellinen sind und sich auch nicht in Acinetinen umwandeln, sondern selbständige Infusorien, räuberische Amphilepten sind, welche die genannten Vorticellinen verschlingen und sich zur behaglichen Verdauung an Ort und Stelle, d. h. an den

Digitized by Google

Stielen der Beute, auf welche sie sich hinaufgewürgt, einkapseln, um ihre Cysten zum Aufsuchen neuer Opfer ihrer maßlosen Gefräßigkeit, aber durchaus nicht, um sich in Acineten zu verwandeln, verlassen; in dem holotrichen Räuber aber wollten sie *Trachelius Meleagris* Ehrbg. erkennen, welcher in die Gattung *Amphileptus* einzuordnen, von Ehrenberg's *Amphileptus Meleagris* (= *Loxophyllum Meleagris* Duj.) aber verschieden ist. Zu demselben Ergebnis führten die Untersuchungen von Cienkowski (vgl. Clap. et Lachm. 2. 167), Engelmann (1) und Filippo di Filippi (Clap. et Lachm. ebenda); aber auch d'Udekem überzeugte sich nach wiederholten Untersuchungen an *Zoothamnium elegans* (2. 5) und Stein an *Epistylis plicatilis* und *Carchesium polypinum* (4. 103) von der Richtigkeit der Auffassung von Claparède und Lachmann. So wurde nun das Räthsel der Cystenbewohner endgültig gelöst und die ganze vielverheißende Theorie stürzte von selbst zusammen: »La montagne était en quelque sorte accouchée d'une souris.«

Von der einst so viel besprochenen Gattung *Amphileptus* fand ich auf den ansehnlichen, reichverzweigten Stöcken des weiter unten zu besprechenden *Zoothamnium Mucedo* ungemein häufig die Cysten einer Art, und zwar manchmal in so bedeutender Anzahl, dass sie beinahe auf jedem Bäumchen, oft in mehrfachen Exemplaren vorkamen. Unser *Amphileptus* scheint mit der von d'Udekem an der Küste von Ostende auf *Z. elegans* entdeckten, aber nicht näher beschriebenen Art (2. 6) identisch zu sein und stimmt jedenfalls mit der von Claparède und Lachmann auf *Epistilis plicatilis* und *Carchesium polypinum* studirten überein; er gehört zu der Art mit doppeltem Kern und vielen contractilen Vacuolen, welche Stein von Ehrenberg's *Trachelius Meleagris* unter dem Namen *Amphileptus Claparèdii* unterschied. Da dieser *Amphileptus* durch die berühmten Untersuchungen von Claparède und Lachmann hinlänglich bekannt ist, so will ich mich hier nur auf eine kurze Darstellung beschränken.

So häufig auch die Cysten auf den Zoothamnien vorkommen, so trifft man den *Amphileptus* doch äußerst selten frei an: er bewegt sich im dichten Walde der Zoothamnien-Bäumchen nur, um nach vollbrachter Verdauung sich einer neuen Beute zu bemächtigen, was ihm bei dem massenhaften Vorkommen und der gänzlichen Hilflosigkeit seines Opfers kein länger währendes Herumsuchen und Herumschweifen verursacht; nachdem er sich aber auf ein neues Zooïd hinaufgewürgt, umgiebt er sich auf dem Stiele seines Opfers wieder mit einer Cyste (Fig. 14, 15), in welcher er sich mit Behagen dem Geschäfte des Ver-

Digitized by Google

dauens hingiebt und eventuell auch durch einfache Zweitheilung vermehrt.

Der Körper des im Gewirr der zusammenschnellenden Zoothamnien gravitätisch umherkletternden oder in kleinen Excursionen umherschwimmenden und mit dem kurzen Rüssel behutsam herumtastenden *Amphileptus* bewahrt in seinen Umrissen mehr oder minder die Form einer Lanze (Fig. 16). Der Vorderleib spitzt sich zu einem kürzeren oder längeren Rüssel zu, der Hinterleib ist entweder in ein Schwänzchen ausgezogen, oder endet abgerundet. Übrigens ändert sich die Form des contractilen Körpers zwischen gewissen Grenzen fortwährend. Meistens lässt sich eine etwas abgeflachte Bauch- und eine gewölbte Rückenseite unterscheiden; doch ist der Körper zuweilen, namentlich beim freien Herumschwimmen, ganz drehrund, oder nimmt die Form eines dreiseitigen Prisma mit abgestumpften Kanten an. An der Basis des übrigens nie scharf abgesetzten Rüssels ist oft ein kleiner Vorsprung sichtbar; er entspricht dem hinteren Ende des Mundes, welcher sich während des Schlingens längs des ganzen Vorderleibes aufschlitzt.

Die Länge des Thieres beträgt etwa 0,12—0,15 mm, der Durchmesser der Cysten 0,06 — 0,08.

In der Rindenschicht des Körpers lassen sich sehr scharf markirte Myophanstreifen unterscheiden; längs derselben laufen auch die Reihen der feinen, weichen Cilien des holotrichen Wimperkleides.

Contractile Vacuolen sind in vielfacher Zahl und ganz regellos zerstreut. Die beiden kugeligen oder ovalen Kerne scheinen durch einen Verbindungsfaden verbunden zu sein.

Das Entoplasma enthält außer feinen Granulationen gewöhnlich noch gröbere Körner und unregelmäßige mattglänzende Schollen von verschiedener Größe.

Im Inneren encystirter Amphilepten (Fig. 14, 15) lassen sich nicht nur die Contouren, sondern auch die ganze Organisation der verschluckten Zoothamnien längere Zeit hindurch ganz genau erkennen. Die Verdauung der verhältnismäßig sehr großen Beute erfolgt augenscheinlich sehr langsam, wird aber jedenfalls in der Cyste ganz zu Ende geführt: nie konnte ich in den frei umherschweifenden Exemplaren, außer den eben erwähnten Schollen, erkennbare Reste der Zoothamnien unterscheiden.

Recht oft trifft man die Amphilepten innerhalb ihrer Cysten in Zweitheilung; nie habe ich eine wiederholte Zweitheilung, wie dies Engelmann bei den Amphilepten von *Carchesium polypinum* beob-

Digitized by Google

achtete, angetroffen. Von den encystirten Amphilepten sei noch erwähnt, dass sie nicht immer kugelig zusammengezogen ihre Cysten ausfüllen, wie in den Darstellungen von CLAPARÈDE und LACHMANN, ENGELMANN und D'UDEKEM, sondern sie können ihre Form auch innerhalb ihrer Cysten ändern: sehr oft rotiren sie allerdings zu einer Kugel contrahirt, allein sie können auch den Rüssel, natürlich auf den Körper zurückgeschlagen, vorstrecken, oder den Körper wie in zwei Hälften getheilt umschlagen (Fig. 14), dann wieder abrunden etc., welches metabolische Spiel oft recht lebhaft ausgeführt wird.

Lionotus grandis Entz.

(Taf. 20 Fig. 20—21.)

Vibrio Anas } O. Fr. Müller, 72, 77 (?).
» *intermedius* }
Litonotus grandis, Entz, 2. 220.

Ich begrüßte dieses ansehnliche Infusionsthier, welches selbst bei mittelmäßiger Streckung (Fig. 20), in welcher es gewöhnlich angetroffen wird, eine Länge von 0,35—0,40 mm erreicht, als einen alten Bekannten, welchen ich in den Kochsalzteichen zu Szamosfalva bei Klausenburg bereits vor mehreren Jahren entdeckte und unter obigem Namen beschrieb. In Neapel fand ich es recht häufig im schlammigen Bodenbeleg meiner Culturgefäße und kann constatiren, dass es in den zwei so entfernten und verschiedenen Fundorten ganz identisch ist. Da ich dieses Infusionsthier in der angeführten Arbeit ausführlich beschrieb, will ich mich hier möglichst kurz fassen.

An unserem *Lionotus* lässt sich, wie an sämmtlichen übrigen Arten, eine scharf ausgeprägte Bauch- und Rückenseite unterscheiden; jene ist ganz flach, diese hingegen, den Rüssel, das Schwanzende und eine schmale Zone an beiden Seiten ausgenommen, mehr oder minder gewölbt und bildet, namentlich bei wohlgenährten Exemplaren, einen vorragenden Buckel (Fig. 21). Der S-förmig gebogene Körper verschmälert sich nach vorn in einen rechts concaven, links convexen säbelförmig gekrümmten Rüssel, dessen Spitze stets einen auf die Rückenseite umgestülpten Saum trägt; auch nach hinten verjüngt sich der Körper und endet, je nach dem Grade der Streckung oder Contraction, spitz oder stumpf. Der ganze Körper, besonders aber der Vorderleib, der Rüssel, ist im hohen Grade contractil und präsentirt sich bald

Digitized by Google

in der gestreckten Säbelform, bald in der eines Blattes mit nach rechts gebogener Spitze; in der ersteren Form zeigt der Körper oft einige Längsfalten, in der letzteren flacht er sich zu einer feinen Lamelle ab und wirft bei den Contractionen, wie eine flatternde Fahne, ganz unregelmäßige Falten. Die Länge des Rüssels übertrifft selbst bei äußerster Streckung nicht die halbe Körperlänge. Im Ganzen lässt sich *L. grandis*, sowohl was seine Größe, als auch was seine Formveränderungen anlangt, mit *Loxophyllum Meleagris* vergleichen und könnte mit demselben leicht verwechselt werden.

Mit den eben erwähnten 4—5 Längsfalten ist jene feinere Streifung nicht zu verwechseln, welche die Bauchseite auszeichnet und bei tiefer Einstellung auch von der Rückenseite ganz scharf zu sehen ist (Fig. 20). Diese hellen, etwas vertieften Streifen verlaufen von der Rüsselspitze bis zum Schwanzende und convergiren hier, während sie am Rüssel aus einer bogenförmigen Linie zu entspringen scheinen. Bei scharfer Fixirung dieser Linie gewahrt man, dass sie sich je nach der Streckung oder Verkürzung des Rüssels auf mehr oder weniger Streifen erstreckt, um bei äußerster Contraction ganz oder doch fast ganz zu verschwinden. In diesem Falle stellt sich heraus, dass die Streifen fein convergirend aus der Spitze des Rüssels entspringen und dass die gebogene Linie eigentlich einer Falte entspricht.

Die hypotriche Bewimperung besteht aus feinen Cilien, welche längs der Streifen verlaufen. Außer diesen feinen Wimpern wird der linke Rand des Rüssels von einer Reihe längerer und stärkerer Cilien eingesäumt, welche an die adoralen Wimpern der Oxytrichinen erinnern und von welchen eine jede in einer kleinen Vertiefung sitzt, wodurch die linke Seite des Rüssels zierlich gekerbt erscheint, was übrigens auch bei anderen Lionoten der Fall ist. Diese stärkeren Cilien, oder vielmehr Borsten, welche bei *Lionotus Folium* (= *Dileptus Folium* Duj.) schon DUJARDIN erkannte und in ihrer Gesammtheit recht charakteristisch eine Mähne nannte (»Une rangée de cils plus forts en crinière« 392), verschwinden nach rückwärts allmählich und dienen zumeist, um einen Strudel zu erzeugen, welcher das Wasser längs des linken Randes gegen die Spitze des Rüssels treibt; außerdem befördert aber das kräftige Wirbeln dieser Mähne auch noch die Achsendrehung des Körpers.

Der linke Rand des Rüssels trägt längs der Mähne eine Reihe von Trichocysten, welche sich nur selten vom Rüssel tiefer hinunter ziehen und entweder in ganz gleichen Entfernungen stehen oder aber eine unterbrochene Reihe bilden.

Digitized by Google

Der Mund wird, wie bei allen Lionoten, Loxophyllen und Amphilepten, von einem langen Schlitz am convexen Rande des Rüssels gebildet, welcher sich aber nur bei der Nahrungsaufnahme öffnet, sonst ganz verschlossen und unsichtbar ist. Der After öffnet sich mit der Hauptvacuole vor der Schwanzspitze an der Rückenseite.

Das Plasma des Rüssels und Schwanzes, so wie der Seitenzonen ist ganz hyalin und nur in der mittleren Region des Körpers, welche sich am Rücken meist hervorwölbt, ist es granulirt und enthält grobe Körner von einer matt fettglänzenden Substanz.

Am Schwanzende befindet sich eine ansehnliche contractile Vacuole, welche regelmäßig pulsirt und sich durch den After entleert; außer dieser Hauptvacuole lassen sich in der Nähe des convexen Randes einige kleinere unterscheiden, welche in sehr unregelmäßigen Zwischenräumen verschwinden und wieder erscheinen; ob sie ihren Inhalt zur Hauptvacuole befördern, oder aber sich selbständig entleeren, konnte ich nicht entscheiden.

Wie bei sämmtlichen Lionoten, so kommen auch bei *L. grandis* zwei sphärische Kerne vor, welche ungefähr in der Mitte des Körpers an der Bauchseite liegen, wesshalb sie auch im Falle, dass das mit Nahrung vollgestopfte Entoplasma einen sackförmigen Buckel bildet, schwer zu unterscheiden sind. Die Kerne selbst bestehen entweder aus einer fein granulirten, fast homogenen Substanz, oder aus einer hyalinen Grundsubstanz, welche in gleichen Abständen das Licht etwas stärker brechende, homogene Kügelchen enthält. Ob die Kerne durch einen Faden verbunden sind, ließ sich nicht eruiren.

Lionotus grandis stimmt mit keiner der Süßwasser-Arten, deren nähere Kenntnis wir den schönen Untersuchungen Wrześniowski's (2) verdanken, überein. Von den von O. Fr. Müller beschriebenen marinen Arten hingegen könnten sogar zwei: nämlich *Vibrio Anas* und *V. intermedius* mit unserem *L. grandis* identisch sein. Nahe verwandt scheint ferner das von Cohn aus seinem Seewasseraquarium unter dem Namen *Loxophyllum rostratum* (2. 280) beschriebene Infusionsthier zu sein, dessen Körperform, zwei Kerne, eine Haupt- und mehrere Nebenvacuolen, an unser Infusionsthier erinnern; wenn ich aber in Betracht ziehe, dass *L. rostratum* am rechten Körperrand — wie *L. Meleagris* — spitze Wärzchen trägt, welche bei *L. grandis* nicht vorkommen; ferner, dass *L. rostratum* die Trichocysten am rechten, concaven Rand des Rüssels, so wie auch die Nebenvacuolen an demselben Körperrand trägt, während bei *L. grandis* alle diese Gebilde sich auf dem entgegengesetzten Rand befinden: wenn ich dies Alles in Betracht ziehe, so

Digitized by Google

scheint es mir unmöglich, die beiden Infusorien für identisch zu halten. Auch das von Cohn beschriebene Infusionsthier scheint O. Fr. Müller bekannt gewesen zu sein, wenigstens stimmen die Umrisse von *Colpoda assimilis* (Müller, 101. Taf. XV Fig. 6) mit denen von *Loxophyllum rostratum* ganz genau überein.

Stephanopogon[1] *Colpoda* n. g. et n. sp.

(Taf. 20 Fig. 16—19.)

Colpoda Gallinula, O. Fr. Müller, 94 (?).

Dieses kleine Infusionsthier, welches die Länge von 0,05—0,07mm kaum überschreitet, ist seiner Organisation nach eines der interessantesten der Ciliaten, welche ich in Neapel zu untersuchen Gelegenheit hatte. Ich fand es häufig, aber immer nur in einzelnen Exemplaren in meinen Culturgefäßen, in welchen verschiedene, zum Theil in Fäulnis übergegangene Algen einige Zeit gehalten wurden; aber auch zwischen frisch geschöpften Algen traf ich es hin und wieder an.

In seiner Körperform stimmt *Stephanopon Colpoda* mit der ziemlich gleich großen *Colpoda Cucullus* und *Colpidium Colpoda* so genau überein, dass es leicht mit diesen verwechselt werden könnte; allein eine eingehendere Untersuchung ergiebt sofort, dass diese Übereinstimmung eine ganz unwesentliche ist, sich nur auf die Körperumrisse beschränkt und dass die Organisationsverhältnisse unseres Infusionsthieres von denen von *Colpoda* und von *Colpidium* grundverschieden sind.

Der Körper von *Stephanopogon* ist formbeständig, mit ebener Bauch- und etwas gewölbter Rückenseite (Fig. 19). Seine Gesammtform ist die eines abgeflachten Beutels mit kurzem, nach rechts gekrümmten, gerade abgestutzten, ganz flachen Hals, von welchem sich der Rücken meist ganz scharf abgrenzt (Fig. 17). Durch die Krümmung des Halses entsteht rechterseits zwischen Hals und Körper jene Einbuchtung, welche die Ähnlichkeit mit der Form einer *Colpoda* hervorruft. Am entgegengesetzten, sanft bogenförmig oder etwas geschweift verlaufenden Rand springt die Bauchfläche oft etwas vor (Fig. 17) und ist vom Rücken durch eine furchenartige Rinne getrennt. Der hintere Körperpol ist entweder einfach abgerundet oder spitzt sich, gleich dem Wirbel eines Schneckengehäuses, etwas zu (Fig. 18). Vom rechten Rande des Halses entspringen ziemlich weitstehende, etwas vertiefte Streifen, welche in

[1] στέφανος = Kranz, πώγων = Bart.

Digitized by Google

schräger Richtung entweder bogenförmig oder etwas geschweift verlaufen und sowohl auf der Bauch- als auch auf der Rückenseite ein ungestreiftes Feld übrig lassen (Fig. 16, 18), dessen Breite je nach den Exemplaren wechselt: meist erstreckt sich die Streifung mehr auf die Bauchseite und lässt hier ein schmales, auf dem Rücken hingegen ein breiteres Feld frei; man trifft aber auch Exemplare, bei welchen das Entgegengesetzte der Fall ist (Fig. 17). Diese ungleiche Vertheilung der Körperstreifen hängt wohl von dem Grad der Torsion des Körpers in der Richtung seiner Längsachse ab, welche bedeutenden individuellen Schwankungen unterliegt. Längs dieser Streifen verlaufen die feinen Cilien, welche mithin weder eine holotriche, noch eine hypotriche Bewimperung bilden, sondern theilweise die Bauch-, theilweise die Rückenseite einnehmen. Außer diesen befinden sich am Rande des Mundes, d. h. am abgestutzten freien Ende des Halses, vier ganz eigenthümliche, flache, spitzenförmige wimperartige Gebilde, welche an ihrer Basis verbunden, gewissermaßen eine vierzackige Krone darstellen. Sie sind bald steif nach vorn gerichtet (Fig. 17), bald schlagen sie sich einwärts, den Mund dachartig bedeckend (Fig. 18), bald wieder trifft man sie in lebhaftester Wimperung (Fig. 16, 19), wobei sie sich hakenartig krümmen und strecken. So fremdartig diese eigenthümliche Wimperkrone auch sein mag, steht sie doch nicht ganz allein da: etwas Ähnliches findet sich bei *Coleps hirtus*, bei welchem die den Mund umsäumende Wimperkrone — welche durch die vorspringenden Zacken des Panzers verdeckt wird und leicht übersehen werden kann — von acht kräftigen, spitzenförmigen Borsten gebildet wird, welche von einer zarten, fein senkrecht gestreiften Membranelle verbunden werden. — Vom Halse unseres *Stephanopogon*, namentlich von dessen Basaltheil, ragen gewöhnlich lange, feine, steife Borsten vor, welche einzelne Büschel bilden, aber auch gänzlich fehlen können. Der flachgedrückte Hals ist übrigens ganz unbewimpert; seine hyaline Grundsubstanz enthält etwas vorragende leistenartige Längsstreifen, welche nach hinten undeutlich werden, vorn aber den Rand des Halses zierlich gelappt erscheinen lassen. Eigentliche Stäbchen sind diese Leisten gewiss nicht, sondern nur wulstartige Verdickungen der hyalinen Grundsubstanz. Was die Zahl der Leistchen anlangt, so lassen sich zwei Formen unterscheiden: nämlich solche mit je vier (Fig. 16) und solche mit acht Leistchen (Fig. 17, 18) an der dem Beobachter zugewendeten Seite des Halses; merkwürdigerweise ließen sich zwischen diesen zwei Formen keine vermittelnden Übergänge finden.

Der Mund befindet sich, umgeben von den vier spitzenförmigen

Digitized by Google

Wimperlappen, am vorderen abgestutzten Ende des Halses und bildet in der Ruhe einen geschlossenen Spalt. Den Act des Schlingens konnte ich nicht beobachten; hingegen zeigte sich bei absterbenden Exemplaren ganz deutlich die Contour eines zarthäutigen, glatten, wimperlosen, nach rückwärts sich verengenden Schlundes (Fig. 18). Als Nahrung scheinen hauptsächlich Diatomeen zu dienen (Fig. 16). Die Stelle des Afters konnte ich nicht ermitteln.

Contractile Vacuolen sind zwei an der Zahl: die eine unterhalb der Einbuchtung in der Nähe des rechten Körperrandes, die andere gegen das hintere Ende des Körpers.

Der gewöhnlich hufeisenförmige Kern liegt zum größten Theil in der rechten Körperhälfte (Fig. 16, 18). Ausnahmsweise traf ich statt des hufeisenförmigen einen rundlichen Kern mit unregelmäßig gelappten Umrissen (Fig. 17); vielleicht ist die Zusammenballung des Kernes ein Vorspiel der Theilung, es kamen mir aber Theilungszustände nicht vor. In der Substanz des Kernes ließen sich oft jene Binnenkörperchen unterscheiden (Fig. 18), welche auch bei sehr vielen anderen Infusorien vorkommen und die im Verlaufe dieser Arbeit noch näher besprochen werden sollen.

Die Bewegungen von *Stephanopogon* erinnern sehr an die kleiner Hypotrichen, z. B. von *Trochilia* und kleiner Exemplare von *Chilodon Cucullulus*. In großen Tropfen schwimmt es behende unter beständigen Achsendrehungen; gewöhnlich aber kriecht es auf fester Unterlage, vor- und rückwärts gleich geschickt, umher; durch keine Hindernisse aufgehalten beschreibt es gewöhnlich verschieden weite bogenförmige Bahnen oder kehrt, einen Kreis umlaufend, wie ein Bumerang, zum Punkt, von welchem es ausgegangen, wieder zurück. Oft ruht es längere Zeit hindurch und wirbelt nur mit den spitzenförmigen Mundwimpern, läuft dann eine kurze Strecke vorwärts, kehrt rücklings wieder zurück und nimmt erst nach Wiederholung dieses Manövers einen Anlauf zu einer weiteren Excursion.

Es ist nicht unmöglich, dass *Stephanopogon* bereits von O. Fr. Müller in der Ostsee beobachtet wurde: die freilich nur sehr mangelhaft beschriebene *Colpoda Gallinula* könnte sehr leicht mit unserem Infusionsthier identisch sein; ferner kann auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass *Colpoda Ren* und *C. Cucullus*, welche Eichwald aus der Ostsee erwähnt (4. 130) unserem *Stephanopogon* entsprechen.

Eine schwierige Frage ist die nach der systematischen Stellung von *Stephanopogon*. Dass die Ähnlichkeit mit *Colpoda* und *Col-*

Digitized by Google

pidium eine nur ganz oberflächliche ist und mit keiner wichtigeren Übereinstimmung in der Organisation zusammenhängt, braucht nach dem Vorgetragenen kaum erst bewiesen zu werden. Nach der Art der Bewimperung, welche halb und halb eine hypotriche ist, könnte man am ehesten noch an die Familie der Chlamydodonten denken; allein der endständige Mund mit der eigenthümlichen Krone von spitzenförmigen Wimpern und der sehr undeutliche Schlund passt durchaus nicht zur Organisation der Chlamydodonten, und wenn man auf die Art der Bewimperung ein großes Gewicht legt, kann *Stephanopogon* mit seiner halb hypotrichen, halb holotrichen Bewimperung schon eo ipso nicht ein Mitglied der Chlamydodonten sein. Unter allen bis jetzt bekannten Infusorien kann ich nur die beiden nächst verwandten Gattungen *Coleps* und *Plagiopogon* als solche in Betracht ziehen, welche nicht unwesentliche Charaktere mit unserem *Stephanopogon* theilen. Um diese Behauptung zu begründen, muss ich zuerst einige Bemerkungen über *Coleps* und *Plagiopogon* vorausschicken. Das von NITSCH im Jahre 1816 auf O. FR. MÜLLER's *Cercaria hirta* gegründete Genus *Coleps*, welches auch von EHRENBERG angenommen wurde, ist von Letzterem als Repräsentant einer den Enchelinen nächst verwandten Familie (*Colepina*, Büchsenthierchen) aufgefasst und mit folgenden Worten charakterisirt worden: »Zur Familie der Büchsenthierchen gehören alle Magenthierchen, die einen deutlichen Darmcanal mit der Längsachse des Körpers entgegengesetzter Mund- und Afteröffnung führen und von einem Panzer umhüllt sind. Es sind gepanzerte Walzenthierchen (*Enchelina loricata*)« (316). Im Einklang mit dieser Diagnose musste EHRENBERG ein dem *Coleps* ganz ähnliches, aber panzerloses und biegsames Infusionsthier von der Gattung *Coleps* trennen und unter dem Namen *Holophrya Coleps* unter seine Enchelinen einreihen (315). Auch von CLAPARÈDE und LACHMANN wurde die Familie der Colepinen unterschieden und als eine von den Trachelinen (= Trachelinen und Enchelinen von STEIN) durch das Vorhandensein eines Panzers verschiedene Familie bezeichnet. Da sich die Colepinen von den holotrichen Infusorien mit terminalem Mund, für welche STEIN bereits 1860 die Familie der Enchelinen gründete (4. 158), nur durch das Vorhandensein eines Panzers unterscheiden sollen, der Grad der Consistenz der Cuticula aber nicht als Unterscheidungsmerkmal zweier Familien betrachtet werden kann, so war es um so mehr consequent, wenn STEIN die Gattung *Coleps* in die Familie der Enchelinen einreihte, da die EHRENBERG'sche *Holophrya Coleps*, für welche er die Gattung *Plagiopogon* gründete, sich nur durch Abwesenheit des Panzers von *Coleps* unterscheidet. Es existirt aber

Digitized by Google

thatsächlich dennoch ein nicht zu unterschätzender Unterschied zwischen den Colepinen und Enchelinen und zwar darin, dass bei Ersteren, wie bereits oben erwähnt, unmittelbar die Umrandung des Mundes von einer Art von Peristom, von einem Kranz spitzenartiger Borsten umsäumt wird, welche den feinen, weichen Wimpern des übrigen Körpers ganz unähnlich sind und den Enchelinen gänzlich fehlen. Diesen peristomartigen Kranz von nach vorn gerichteten spitzen Borsten (acht an der Zahl bei *Coleps hirtus*), welche an ihrer Basis durch ein feines, von zarten Cilien zusammengesetztes Band verbunden sind, halte ich für wichtig genug, die Colepinen von den Enchelinen zu trennen. Nach dem Angeführten würde also die emendirte Diagnose der Colepinen folgenderweise lauten: Formbeständige Infusorien mit terminalem, von einem Kranz starker, zugespitzter, an der Basis verbundener Wimpern umsäumten Mund, geradem, zartwandigen, wimperlosen Schlund und holotricher Bewimperung. Diese Diagnose passt aber, wenigstens zum Theil, auch auf unser *Stephanopogon*, welches sich von *Coleps* und *Plagiopogon* nur durch die Art der Bewimperung, ferner durch die Form und Abflachung des Körpers unterscheidet. Was die Gesammtform anlangt, welche von der Tonnenform von *Coleps* und *Plagiopogon* allerdings bedeutend abweicht, sei bemerkt, dass auch bei *Coleps hirtus* eine unverkennbare Neigung vorhanden ist, eine gekrümmte Form anzunehmen, wobei sich der vordere Körpertheil vom übrigen mehr oder minder halsartig trennt, um sich seitwärts zu krümmen, so dass die Achse des Halses die des Körpers in schräger Richtung schneidet und die Gesammtform der gekrümmten Beutelform von *Stephanopogon* sehr nahe kommt. Solche gekrümmte Formen hat bereits Ehrenberg beobachtet und sie unter dem Namen *Coleps incurvus* (318) als selbständige Art beschrieben; es liegen mir Skizzen vor, welche ich von dem überaus gemeinen *Coleps hirtus* zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Fundorten aufnahm, unter welchen sich von der ganz geraden Tonnenform bis zu der gekrümmten von *Coleps incurvus* alle Übergänge vorfinden. Aber auch zur Abflachung des Körpers zeigt *Coleps* eine große Neigung, wie dies Claparède und Lachmann von ihrem *Coleps uncinatus* ausdrücklich erwähnen: »Corps ne formant pas un solide de révolution, mais représentant un ovoide très aplati d'un côté, qui se trouve être le côté ventral« (366). Krümmung und Abflachung des Körpers wäre also kein Hindernis, *Stephanopogon* zu den Colepinen zu rechnen, da beide Eigenschaften nur jener Neigung — allerdings in potenzirtem Grade — entsprechen, welche auch bei *Coleps* vorhanden ist

Digitized by Google

und mehr oder minder deutlich zu Tage tritt. Die eigenthümliche, von der der Colepinen abweichende Vertheilung der Bewimperung steht offenbar mit der scharfen Sonderung einer Bauchfläche und mit der je nach Individuen schwankenden Torsion des Körpers um die Längsachse im Zusammenhang: die Abplattung des Körpers und Sonderung einer zum Kriechen dienenden Bauchfläche zieht — wie bei den abgeflachten Amphilepten, den Lionoten — eine hypotriche Vertheilung der Bewimperung nach sich, welcher die helicoïde Torsion gewissermaßen entgegenarbeitet, indem sie, je nach ihrem Grade, eine bald kleinere, bald größere Zahl der Wimperstreifen von der flachen Kriechfläche auf den Rücken dreht. Es wäre vielleicht noch die Abwesenheit des gitterförmigen Panzers in Betracht zu ziehen; allein ich habe bereits hervorgehoben, dass der Panzer auch einer echten Colepine, dem *Plagiopogon Coleps*, abgeht, mithin nur für das Genus *Coleps*, aber durchaus nicht für die Colepinen überhaupt als charakteristisch betrachtet werden kann. Indem ich alles Erwähnte zusammenfasse, glaube ich nicht fehl zu greifen, wenn ich *Stephanopogon* den Colepinen anreihe.

Nassula hesperidea n. sp.

(Taf. 21 Fig. 1—5.)

Dieses schöne, auffallende Infusionsthier fand ich recht häufig, aber stets vereinzelt auf verschiedenen Tangarten, welche mit Diatomeen und Oscillarien bewachsen waren. Im schmutzigen Bodenbeleg meiner Culturgefäße konnte ich mehrere Tage hindurch frei herumschwärmende, später aber nur encystirte Exemplare antreffen.

Der Körper von *N. hesperidea* ist meist langgestreckt (Fig. 1, 3), wie bei *N. elegans* Ehrbg. und *N. flava* Clap. et Lachm. (= *Chilodon ornatus* Ehrbg. ?). Der Vorderleib ist vorn abgerundet und krümmt sich sanft nach links, so dass am linken Körperrande eine seichte Einbuchtung entsteht, wie bei den Colpoden; der Hinterleib läuft hingegen ziemlich gerade und verjüngt sich dem Ende zu allmählich. Selten ist der Körper ganz drehrund, meistens hingegen auf der Seite, auf welcher sich der Mund befindet, etwas abgeflacht, so dass sich eine Bauch- und Rückenseite, ein rechter und ein linker Körperrand unterscheiden lässt.

Die Länge des Körpers beträgt im gestreckten Zustande etwa 0,20—0,24, im contrahirten 0,10—0,12 mm.

Die zarte Cuticula ist, wie bei den Paramecien, schräg zur Längsachse in zwei sich kreuzenden Richtungen fein gestreift und ist

Digitized by Google

auf der ganzen Körperoberfläche mit dicht stehenden, feinen Wimpern besetzt, welche oft zu Büscheln vereinigt wirbeln und stärkere Borsten vortäuschen (Fig. 1); manchmal schlagen sämmtliche Wimpern zu Büscheln vereinigt, manchmal nur die der einen Körperhälfte (Fig. 3), oder sie wirbeln alle einzeln, nicht gruppenweise (Fig. 2). Dasselbe Verhalten der Wimpern treffen wir auch bei *Nassula microstoma*, *Chlamydodon Cyclops*, so wie bei einigen Heterotrichen, z. B. *Metopus sigmoides*. Außer diesen Körperwimpern ist auch eine Art von adoralen Wimpern vorhanden, welche von der Stirn aus einem seichten Einschnitt entspringen, auf der Bauchfläche in einem Bogen zum Munde laufen und sich mit einer Schneckenwindung zum Munde senken (Fig. 5). Die Wimpern dieses adoralen Streifens sind nicht länger, eher kürzer, als die übrigen Körperwimpern, aber sehr dicht gedrängt und bilden, wie die Strahlen einer Federfahne, ein zusammenhängendes Band. Dieser Wimperstreif entspricht, wenn auch in unvollkommener Entwicklung, jedenfalls der adoralen Wimperspirale der Heterotrichen (z. B. von *Spirostomum*) und kommt, wie dies von Stein gezeigt wurde, auch bei *N. aurea* und *N. elegans* (3. 112) vor, denen ich, außer *N. hesperidea* und *N. microstoma*, auch *N. rubens* und *N. ornata* anreihen kann, und ist überhaupt für die Gattung *Nassula*, so wie den nahe verwandten *Chilodon* charakteristisch.

In der Vertiefung der Bauchseite, zu welcher der eben erwähnte Wimperstreif hinführt und in welche er sich mit einer mehr oder minder deutlichen Schneckenwindung hineinsenkt, befindet sich der Mund. Der Schlund ist gewöhnlich (vom Rücken gesehen, Fig. 2) schräg von rechts nach links gerichtet und ist sowohl seiner Form, als auch seiner Structur nach dem der übrigen Nassulen gleich gebaut; die Stäbchen, welche sich nach rückwärts verschmälern und allmählich undeutlich werden, sind oft leicht spiralig gewunden, erreichen aber bei Weitem nicht jene starke spirale Drehung, welche Bütschli von den Schlundstäbchen einer *Nassula* — von welcher er leider nur die großen Trichocysten und den Schlund abbildet — angiebt (2. 672). Von den Schlundstäbchen sei noch erwähnt, dass sie durchaus nicht immer gleich deutlich ausgeprägt sind: es kamen mir Individuen zu Gesicht, bei welchen der Schlund, selbst bei starker Vergrößerung nur eine undeutliche Spur der Längsstreifung zeigte, während bei den meisten die Stäbchen ganz scharf ausgeprägt waren. — Dasselbe Verhalten zeigen übrigens auch andere Nassulen, und die Gattung *Liosyphon*, welche Ehrenberg für die Nassulen ohne Schlundstäbchen gründete, ist jedenfalls zu streichen.

Digitized by Google

Die Leibessubstanz von *N. hesperidea* ist, wie bei den Nassulen gewöhnlich, durch einen fein vertheilten orangerothen Farbstoff gefärbt, welcher in seinen Nuancen wechselt und im Vorderleibe gewöhnlich gesättigter zu sein pflegt. In der Gegend der Einbuchtung des Körpers ist die rothe Farbe gewöhnlich durch einen diatominbraunen Gürtel unterbrochen, welcher mit verwaschenen Grenzen in den rothen Ton übergeht. Oft ist der Hinterleib durch bräunliche oder schmutzig violette Flecke wolkig getrübt (Fig. 2, 3); meist enthält aber das Entoplasma des Hinterleibes verschluckte Oscillarien auf den verschiedensten Stadien der Verdauung. Solche mit halbverdauten Oscillarien vollgestopfte Nassulen bieten einen prachtvollen Anblick (Fig. 1): die Oscillarienfäden zerfallen in einzelne Scheiben, welche unregelmäßig schrumpfen und sich zerbröckeln und ihre Farbe in ein prachtvolles Purpur, Violett und Indigoblau verändern. Nie sah ich um die zerfallenden Oscillarien gefärbte Safträume, wie dies von *N. ornata* schon seit Ehrenberg bekannt ist: die gelösten Stoffe scheinen bei unserer *Nassula* sogleich vom Protoplasma aufgenommen zu werden. Am hinteren Körperende sind die indigoblauen Bröckelchen oft in großer Menge angehäuft; nie beobachtete ich die Anhäufung solcher blauer Bröckelchen am vorderen Körperende, wie dies bei *N. elegans* oft zu sehen ist und sowohl von Ehrenberg, als auch von Cohn und Stein erwähnt wird, was wohl darauf zurückgeführt werden dürfte, dass die circulirende Strömung des Entoplasma mit weniger Energie vor sich geht, als bei *N. elegans*, und mithin nicht im Stande ist, die Bröckelchen, denen doch immerhin ein gewisses Gewicht zukommt, mit sich zu reißen. Was den Ursprung des orangerothen Farbstoffes anlangt, welcher dem ganzen Körper die charakteristische Färbung verleiht, so glaube ich mit Stein (3. 66) annehmen zu dürfen, dass dieser — wie die Farbstoffe der Ciliaten überhaupt — auch kein selbst erzeugter ist, sondern ebenfalls von den zur Nahrung dienenden Oscillarien herrührt, deren ausgezogener Farbstoff (das Phycochrom), indem er das Körperplasma des Infusionsthieres durchtränkt, eine orangerothe Modification eingeht. Der Ursprung dieses Farbstoffes ist der nämliche, wie bei den Vampyrellen und gewissen Synchytrien, bei welchen wohl kaum bezweifelt werden dürfte, dass der orange- oder ziegelrothe Farbstoff auf die Zersetzung des ausgesogenen Chlorophylls zurückzuführen ist.

Der Kern liegt unterhalb des Schlundes und ist ein heller, kugelförmiger Körper, welchem, meist etwas eingesenkt, ein runder oder eiförmiger Nebenkern (Nucleolus) anliegt, welcher bei *N. elegans* schon von Cohn erwähnt wird (1. 144).

Digitized by Google

Contractile Vacuolen sind vier an der Zahl. Sie liegen sämmtlich im postpharyngealen Theile des Körpers und nehmen bei Entleerung, wie bei allen Nassulen, die Rosettenform an, welche bei *N. ornata* schon Ehrenberg bekannt war (»geperlte contractile Blase«). Bei gehöriger Einstellung des Mikroskops gewahrt man, dass die Vacuolen in der Reihenfolge abwechselnd auf der Bauch- und Rückenseite liegen. Eine mehrfache Zahl der Vacuolen kommt, wie bekannt, auch anderen Nassulen zu: so hat *N. lateritia* nach Claparède und Lachmann (1. 331) zwei contractile Vacuolen; eben so soll *N. flava* (= *N. ornata* Ehrbg.) nach denselben Forschern, so wie nach Cohn zwei Vacuolen haben, während Ehrenberg und Stein (3. 66) bei *N. ornata* drei Vacuolen angeben, welche längs des Rückens hinter einander liegen; ich hingegen fand bei dieser eben so schönen, als seltenen *Nassula* in der Umgebung von Klausenburg stets vier Vacuolen, welche hinter einander am rechten Rande des Körpers liegen. In der Zahl der Vacuolen stimmt also, nach meinen Untersuchungen, *N. hesperidea* mit *N. elegans* überein, mit welcher sie auch der Körperform nach am nächsten kommt; doch stehen die Vacuolen von *N. hesperidea* nicht in einer Reihe hinter einander, sondern sind, wie erwähnt, rechts und links angeordnet.

Die Nassulen werden allgemein für formbeständige Infusorien gehalten, deren Körper in geringem Grade biegsam, aber durchaus nicht contractil ist. Dass dies nun nicht ganz der Fall ist, darüber kann man sich bei anhaltender Betrachtung eines und desselben Exemplars an allen Nassulen überzeugen. Man wird gewahren, dass sich die Umrisse des Körpers, wenn auch nur unbedeutend, ändern und dass das Verhältnis zwischen Längs- und Querachse gewissen Schwankungen unterliegt[1]; immerhin sind aber die Contractionen ganz unbedeutend zu nennen, während unsere *N. hesperidea* in dieser Hinsicht eine auffallende Ausnahme bildet, indem ihre allmählichen Contractionen und Streckungen ganz excessive Formveränderungen hervorrufen, deren Extreme (Fig. 1, 2) so bedeutend sind, dass die ganz gestreckten und ganz verkürzten Exemplare für verschiedene Arten gehalten werden könnten. In der That hielt ich die seltnere, gedrungene, verkürzte Form mit nur einer thätigen Vacuole (Fig. 2) für eine besondere Art, bis ich ein sich ziemlich ruhig verhaltendes, langes, schlankes Exemplar zu zeichnen begann und dabei mit Staunen gewahrte, dass es sich

[1] Fast ganz starr finde ich nur die mit großen Trichocysten bespickten Exemplare von *N. rubens*.

Digitized by Google

allmählich, aber stetig verkürzte, eine gedrungene Form annahm und hierauf munter davonschwamm. Hierbei ist noch zu bemerken, dass die contractilen Vacuolen, eine nach der anderen, verschwanden, bis zuletzt nur eine einzige unterhalb des Schlundes übrig blieb und functionirte. Ich konnte demnach keinen Zweifel mehr darüber haben, dass die lange, schlanke Form mit vier Vacuolen nur den gestreckten und die kurze, gedrungene Form mit nur einer Vacuole nur den verkürzten Zustand eines und desselben Infusionsthierchens repräsentiren.

Wie schon oben erwähnt, fand ich auch recht häufig encystirte Exemplare (Fig. 4). Die dünne, farblose Cystenwand ist dem abgerundeten Körper fest anliegend und entbehrt jeglicher Structur.

Es wäre noch zu entscheiden, in welcher Beziehung unsere *Nassula hesperidea* zu anderen, bis jetzt gekannten Nassulen steht.

Am nächsten verwandt ist *N. hesperidea* jedenfalls mit *N. elegans* Ehrbg. und *N. flava* Clap. et Lachm., welche mit *N. elegans*, aber nicht mit *Chilodon ornatus* Ehrbg. — die übrigens ohne Zweifel auch eine echte *Nassula* ist — identisch zu sein scheint. Nun besitzt aber *N. elegans*, wie bereits erwähnt wurde, nach Ehrenberg und Stein drei, nach Cohn hingegen und nach Claparède und Lachmann nur zwei contractile Vacuolen; ich selbst beobachtete bei *N. elegans* in der Umgebung von Klausenburg ganz entschieden vier Vacuolen, welche dem rechten Körperrande entlang und nicht, wie bei *N. hesperidea*, abwechselnd rechts und links liegen. Außerdem ist das von mir für *N. elegans* gehaltene Süßwasser-Infusionsthier in allen Dimensionen wenigstens um ein Drittel kleiner, als die parthenopeische marine Art und hat auch nicht deren scharfe Körperumrisse, sondern ist mehr wie ein schlaff gefüllter Schlauch, welcher seine Umrisse, ohne sich merklich zu strecken oder zu verkürzen, wechselt; ganz charakteristisch ist dieses Verhalten in der von Cohn gegebenen Abbildung ausgedrückt. Was endlich das auffallende Contractionsvermögen von *N. hesperidea* anlangt, so ist von einem solchen bei *N. elegans* nichts bekannt; der Umstand jedoch, dass die Zahl der contractilen Vacuolen von den einzelnen Forschern verschieden angegeben wird, ferner der Umstand, dass Ehrenberg neben den langgestreckten auch kurze, ovale Formen erwähnt, welche er freilich für »heranwachsende« hält, lässt die Vermuthung aufkommen, dass das Contractionsvermögen auch der *N. elegans* zukommt. Nach Allem, was mitgetheilt wurde, ist nicht zu bezweifeln, dass *N. hesperidea* sehr nahe zu *N. elegans* steht, und kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass sich durch fernere

Digitized by Google

Untersuchungen geradezu die Identität der Süß- und Seewasserform herausstellen könnte.

Von älteren Forschern, welche Seeinfusorien untersuchten, kann ich nur EICHWALD und SCHMARDA anführen, welche eventuell unsere *Nassula* beobachtet haben. Ersterer sagt von *N. elegans*: »Scheint auch im Seewasser vorzukommen« (4. 129), ferner erwähnt er aus der Ostsee *Chilodon ornatus* (3. 123, 4. 129), welcher sehr leicht mit der verkürzten Form der *N. hesperidea* identisch sein könnte; SCHMARDA aber führt aus brakischem Wasser bei Muja (bei Triest) *Chilodon aureus* an (1. 43), welcher der verkürzten Form der *N. hesperidea*, aber auch unserem *Chlamydodon Cyclops* entsprechen könnte.

Nassula microstoma Cohn.

(Taf. 21 Fig. 6—8.)

Paramecium microstomum, Clap. et Lachm., 1. 318 (?).
Nassula microstoma, Cohn, 2. 267.
» » } S. Kent, 496, 498.
Isotricha microstomum

Unter Oscillarien fand ich eine viel kleinere *Nassula*, welche, trotzdem mich meine Untersuchungen zu etwas anderen Ergebnissen führten, als die von COHN, doch jedenfalls mit dem vom Genannten unter dem Namen *N. microstoma* beschriebenen marinen Infusionsthier identisch ist.

Der dorsoventral etwas flachgedrückte Körper (Fig. 8) hat im Ganzen eine ovale Form und ist, wie bei sämmtlichen Nassulen, am linken Körperrande, etwa in der Gegend des vorderen Körperdrittels leicht ausgebuchtet. Seine Länge beträgt etwa 0,10 mm bei einer Breite von 0,04—0,05 mm.

Die zarte Cuticula trägt außer den von COHN erwähnten Längsstreifen noch ein System feiner, die ersteren schräg schneidender Streifen, welche der Cuticula eine feine, gegitterte Structur verleihen. Die feinen, zarten Wimpern sind in Längsreihen geordnet und zeigen oft jene eigenthümliche Art der Bewegung, welche COHN von seinem *Helicostoma oblongum* (2. 278), aber nicht von der *N. microstoma* erwähnt, und welche darin besteht, dass die Schwingungen von einigen gleich weit entfernten Knotenpunkten ausgehen, »so dass das Thierchen wie mit weit abstehenden Borsten besetzt erscheint« (Fig. 7). Ein adoraler

Digitized by Google

Wimperbogen ist auch bei *N. microstoma* vorhanden; er entspringt etwas unterhalb des Scheitels und senkt sich mit einer Schneckenwindung in den Vorhof des Schlingapparates.

Auf der Bauchseite, nahe dem vorderen Körperende und von der Mittellinie etwas nach rechts, befindet sich die Öffnung, von welcher nach COHN ein schiefer, am hinteren Ende etwas aufgeblasener, kurzer, röhriger Schlund entspringt, an dem keine Zähne zu unterscheiden sind. Diese Beschreibung ist ganz richtig, bis auf den Umstand, dass die kurze, aufgeblasene Röhre (Fig. 8) durchaus nicht der Schlund ist, sondern ein Vorhof, welcher in der Form einer seichten Einsenkung auch bei anderen Nassulen vorhanden ist und aus welchem erst der große, lange, nach hinten sich verengende und etwas gekrümmte eigentliche Schlund entspringt, an welchem die feinen Stäbchen ganz deutlich zu unterscheiden sind. Der After scheint sich am hinteren Körperpol zu befinden.

Das Leibesplasma, welches außer Bruchstücken verschluckter Oscillarien feine, zerstreute Granula enthält, hat eine eigenthümliche unbestimmte Färbung, welche ich mit der Farbe des Rauches vergleichen möchte, welche bald mehr in das Bräunliche, bald mehr in das Röthliche oder Violette spielt; der Vorderleib, ist gewöhnlich heller, der Hinterleib hingegen, besonders in der mittleren Zone des Körpers, dunkler gefärbt. Die Gegend der Ausbuchtung ist stets durch einen dunklen Fleck von wechselnder Ausdehnung ausgezeichnet, welcher durch eine Anhäufung feinerer und gröberer Körnchen gebildet wird. In COHN's Abbildungen ist dieser Fleck einfach schwarz wiedergegeben, ich hingegen fand ihn von Blutroth bis Schwarz in allen Nuancen; meist ist ein blutrother Centralfleck von einem schwarzen Hof umgeben. Ähnlich gefärbte Körnchen finden sich zerstreut und nicht so dicht gedrängt auch im übrigen Körper, namentlich aber in der mittleren Zone.

Unterhalb des Schlundes befindet sich der ziemlich große, runde oder oblonge, helle Kern, mit einem meist etwas eingesenkten kleinen Nebenkern.

Contractile Vacuolen sind zwei vorhanden: die eine unterhalb des Schlundes am linken Rande der Bauchseite, die andere oberhalb des hinteren Körperpoles in der Nähe des rechten Randes der Rückenseite (Fig. 8).

COHN stellt sich die Frage, ob *N. microstoma* nicht zur Gattung *Prorodon* zu stellen sei. Ich glaube auf diese Frage entschieden mit Nein antworten zu können: unser Infusionsthier stimmt seiner ganzen

Digitized by Google

Organisation nach mit der Gattung *Nassula* vollkommen überein und weicht in der Lage des Mundes, der contractilen Vacuolen, der gegitterten Cuticula, der Einbuchtung des Körpers in der Höhe des Mundes, so wie durch das Vorhandensein des adoralen Wimperbogens von der Gattung *Prorodon* so entschieden ab, dass man an eine Zugehörigkeit zu dieser Gattung absolut nicht denken kann. Natürlich kann auch an eine Verwandtschaft mit *Prorodon marinus* Clap. et Lachm. nicht gedacht werden. Hingegen ist es höchst wahrscheinlich, dass sie in der That identisch ist mit dem von Claparède und Lachmann im Fjord von Bergen entdeckten, unvollkommen untersuchten *Paramecium microstomum*, dessen Einreihung in die Gattung *Isotricha*, wie dies von S. Kent geschah, ganz und gar unmotivirt erscheint. *Paramecium Chrysalis* von O. Fr. Müller, welche Cohn auch eventuell für identisch mit *N. microstoma* hält, scheint *Pleuronema Chrysalis*, Dujardin's *Panophrys Chrysalis* aber eher ein *Cyrtostomum* (*Frontania*) zu sein; *Panophrys rubra* Duj. endlich, welche von Cohn ebenfalls erwähnt wird, ist eine ganz unerkennbare, röthlichbraun gefärbte Holotriche.

Rhabdodon[1] *falcatus* n. g. et n. sp.

(Taf. 21 Fig. 9—13.)

Loxodes marinus, Dujardin, 453 (?).

Dieses auffallende Infusionsthier ist zwischen Diatomeen, welche lebende und leblose Körper mit einem dichten Rasen überziehen, sehr häufig und scheint *Chilodon Cucullulus* der Süßwässer zu vertreten.

Sein Körper ist metabolisch und hat je nach dem Grade seiner Streckung oder Contraction eine mehr schlanke oder mehr gedrungene Lanzenform mit zugespitztem, nach links gebogenen sichelförmigen Schnabel (Fig. 12). Es lässt sich ein flacher Bauch und ein convexer, je nach der Menge der verschluckten Diatomeen mehr oder minder gewölbter Rücken unterscheiden. Im Ganzen lässt sich die Form des Körpers mit der eines sehr in die Länge gezogenen *Chilodon* vergleichen.

Die Körperlänge misst im contrahirten Zustande 0,09—0,15, im gestreckten 0,20—0,26 mm.

Die Bauchfläche, die Sohle, ist durch ziemlich weitstehende Myophanstreifen ausgezeichnet (Fig. 9), welche vom Schnabel zum hinteren

---

[1] ῥάβδος = Stab, ὀδούς = Zahn.

Digitized by Google

Pol verlaufen; aber auch der Rücken zeigt bei starker Vergrößerung eine äußerst feine, parallele Längsstreifung.

Die Bauchfläche trägt in Längsreihen geordnete ziemlich lange Cilien (Fig. 10), während der Rücken mit langen Wimpern ganz entschieden nicht besetzt ist; dass er aber ganz glatt ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht behaupten: einige Mal kam es mir vor, als ob der Rücken mit dicht gedrängten Längsreihen ganz feiner und sehr kurzer Wimpern besetzt wäre. Dass dies in der That der Fall ist, möchte ich für um so wahrscheinlicher halten, da ein dem *Rhabdodon* sehr nahe verwandtes Infusionsthier, welches ich aus süßen Gewässern um Klausenburg seit Jahren kenne und welches PERTY's *Chilodon depressus* (146) entsprechen dürfte, am Rücken ganz entschieden äußerst feine, kurze, von denen der Bauchfläche ganz verschiedene Cilien trägt.

Der lange, sich nach hinten allmählich verengende Schlund geht vom rechten Rande des Schnabels aus und läuft in schräger Richtung nach links und unten (Fig. 12). Die etwa 16 leistenartigen Stäbchen (Zahnstäbchen), aus welchen der Schlund, ähnlich wie bei *Chilodon*, zusammengesetzt ist, sind vorn sehr breit und in etwas schiefer Richtung abgestutzt, so dass der ovale Mund durch einen ziemlich breiten, radial gestreiften Ring umsäumt erscheint. Der Mund öffnet sich aber nicht, wie bei *Chilodon*, auf der Bauchfläche, sondern auf dem rechten, convexen Rande des Schnabels, welcher sich auf dieselbe Weise, wie bei den Amphilepten und Lionoten aufschlitzt (Fig. 11), um die Nahrung — ausschließlich Diatomeen — zum Munde gelangen zu lassen. Auf diese Weise werden von diesem interessanten Infusionsthier Charaktere des *Chilodon* mit denen der Amphilepten und Lionoten vereinigt. Der After befindet sich am hinteren Körperende und mündet mit der contractilen Vacuole.

Das Leibesplasma ist stets farblos und ganz durchsichtig. Der Rüssel, der hintere Körperpol und die Ränder des Körpers sind, wie bei den Lionoten, ganz hyalin, während der übrige Körper — eine dünne Ectoplasmaschicht ausgenommen — durch eine Menge etwas fettartig glänzender Körnchen granulirt erscheint. Außer diesen Körnchen schließt das Entoplasma gewöhnlich Diatomeen ein, welche, wie erwähnt, die ausschließliche Nahrung bilden und das Entoplasma ganz vollstopfen.

Der Kern liegt etwa in der Mitte des Körpers; er ist von länglicher, ovaler oder spindelförmiger Form, ganz hell, fein granulirt und schließt oft ein ovales, graulich-bläuliches Binnenkörperchen ein (Fig. 12). Fest am Kern befindet sich ein kleiner Nebenkern.

Digitized by Google

Die Bewegungen von *Rh. falcatus* erinnern an die von *Chilodon* oder noch mehr an die von Lionoten. Im freien Tropfen schwimmt er mit gestrecktem Leib und unter fortwährenden Achsendrehungen mit mäßiger Geschwindigkeit. Viel öfter hingegen gewahrt man ihn zwischen dem Gewirr der Diatomeen geschickt herumkriechen, wobei er seinen Leib bald streckt, bald contrahirt und sich durch enge Zwischenräume der Diatomeendickichte durchzwängt, oder bedächtig einen Algenfaden entlang promenirt, mit dem Rüssel geschäftig umhertastet, jedes Hindernis umgeht und bei unerwarteten Begegnungen sich eiligst contrahirt, zurückschnellt und den Rückweg, oft einige Strecken rücklings, antritt oder in das Dickicht der Diatomeen flüchtet.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass DUJARDIN's *Loxodes marinus*, welchen der genannte Forscher bei Cette entdeckte, mit *Rhabdodon falcatus* identisch ist; nach der sehr unvollkommenen Beschreibung und Abbildung von DUJARDIN lässt sich aber dies nicht mit voller Sicherheit behaupten.

Chlamydodon Cyclops Entz.

(Taf. 21 Fig. 14—18.)

Chlamydodon Cyclops, Entz, 1. 14.
Colpoda triquetra, O. Fr. Müller, 97 (?).

Ich hatte wieder einen alten Bekannten zu begrüßen, welchen ich aus den Kochsalzteichen zu Szamosfalva und Torda in Siebenbürgen seit 1875 kenne und in den Jahrbüchern der XVIII. Wanderversammlung ungarischer Ärzte und Naturforscher in ungarischer Sprache beschrieb und auch abbildete. *Ch. Cyclops* ist eins der charakteristischsten Infusorien der genannten Kochsalzteiche, in welchen er massenhaft vorkommt, während ich ihn zwischen Diatomeen des Golfes von Neapel immer nur in einzelnen Exemplaren antraf. In den zwei so entfernten und verschiedenen Fundorten ist das Infusionsthierchen nicht im geringsten Detail verschieden, und wenn ich in der folgenden Darstellung in einigen Einzelnheiten von der vor neun Jahren gegebenen Beschreibung abweiche, so sei hier betont, dass diese Abweichung in der Beschreibung sich auf sehr schwer zu ermittelnde, feinere Organisationsverhältnisse beschränkt, welche ich seither auch an dem *Chlamydodon* der Kochsalzteiche ermittelte.

Der biegsame, aber formbeständige Körper ist colpoden- oder ohr-

Digitized by Google

muschelförmig, dem eines *Chilodon Cucullulus* ziemlich ähnlich. Der rechte Körperrand ist stärker gekrümmt, als der linke und umschreibt im breiteren Vordertheil des Körpers die nach links gebogene, abgerundete Stirn (Oberlippe der Autoren), zwischen welcher und dem sanft S-förmig geschweiften linken Rand eine mehr oder minder ausgeprägte Einbuchtung zu Stande kommt (Fig. 18). Am hinteren, verschmälerten Körperende krümmt sich der linke Rand in einem Bogen nach rechts und umschreibt einen der Stirn entgegengesetzt gekrümmten kleinen Lappen, welcher aber nicht immer gleich deutlich entwickelt ist. Die untere Seite des Körpers ist ganz flach, während die obere einen mehr oder minder convexen Buckel bildet (Fig. 17). Buckel und Bauchseite verhalten sich zu einander, wie der hernienartige Eingeweidesack eines Gasteropoden zur Sohle, welch letztere vorn den abgerundeten, sehr beweglichen Stirnlappen allein darstellt und vom Rücken durch eine bogenförmige Linie gewöhnlich scharf getrennt erscheint (Fig. 18). Hinten hingegen überragt der Buckel die Sohle (Fig. 17) und ist an den Seitenrändern des Körpers durch eine Furche von der Sohle getrennt. Die Form des Buckels wird durch die verschluckten Diatomeen beeinflusst: hungernde Exemplare sind fast ganz flach, während sich der Buckel vollgefressener Thiere prall hervorwölbt, und oft trifft man Exemplare, deren Buckel durch lange Diatomeen ganz verzerrt erscheint; große Diatomeen ragen nicht selten nur von einer dünnen Plasmaschicht überzogen weit hervor oder zerren den Buckel in die Länge, so dass dessen hinteres Ende in der Form eines zipfelförmigen Schwanzes nachgeschleppt wird.

Die Körperlänge beträgt etwa 0,08—0,12mm, die Breite der Stirn 0,04—0,05 mm.

Die zarte Cuticula ist auf der Bauchfläche sehr fein und dicht, aber deutlich längsgestreift (Fig. 15). Die Streifen laufen der ganzen Bauchfläche entlang in bogenförmiger Richtung oder sanft geschweift von rechts und vorn nach links und hinten. Einige Mal gewahrte ich auch auf dem Rücken eine äußerst zarte Längsstreifung. Auf dem etwas gedunsenen Rande der Sohle, namentlich aber auf dem der Stirn, verlaufen einige parallele Streifen, welche, wie ich glaube, keinen Cuticularstreifen, sondern feinen Falten oder Furchen entsprechen. An einigen Exemplaren sah ich am Rande der Stirn Spuren von feinen Streifen, welche die constant vorhandenen Längsstreifen in querer Richtung kreuzen (Fig. 15). In der ungarischen Beschreibung erwähnte ich noch einen bogenförmigen Wimperstreif, welcher, wie bei *Chilodon* und *Nassula*, von der Stirn zum Munde führt; dieser Streif ist in der

Digitized by Google

That vorhanden, aber nichts Anderes, als die bereits erwähnte bogenförmige Grenzlinie zwischen Stirn und Buckel.

Ein eigenthümliches Cuticulargebilde ist ein den Körpercontouren parallel laufendes Band, welches, wie STEIN — der dasselbe bei *Chlamydodon Mnemosyne* entdeckte — sagt, dadurch ein sehr zierliches Ansehen erhält, dass seine beiden scharf begrenzten Ränder durch nahe und in gleichen Abständen auf einander folgende Querlinien verbunden werden, welche an beiden Enden punktförmig vertieft sind (3. 116). Nach STEIN soll sich dieser »bandförmige Eindruck« bei *Chlamydodon Mnemosyne* auf der Bauchfläche befinden und ein fein längsgestreiftes und dicht bewimpertes Mittelfeld umrahmen. Diese Auffassung ist, wie ich mich sowohl an *Chlamydodon Cyclops*, als an *Chl. Mnemosyne* überzeugen konnte, nicht richtig: das quergestreifte Band verläuft nicht auf der Bauchfläche, sondern in der Furche zwischen Sohle und Rücken, und die feinen Streifen der Sohle laufen, wie schon erwähnt, ganz ununterbrochen vom vorderen Ende der Sohle zum hinteren. Bei *Chl. Cyclops* scheint dieses quergestreifte Bändchen, welches etwa um die Hälfte schmäler ist, als bei *Chl. Mnemosyne*, auf der linken Seite der Stirn und auf der rechten Seite des hinteren Körperendes unterbrochen zu sein, auch liegen seine beiden Hälften nicht ganz in einer Ebene, so dass sein ganzer Verlauf nur bei verschiedenen Einstellungen sichtbar wird. Es sei hier noch bemerkt, dass dieses eigenthümliche Bändchen in der Furche zwischen Rücken und Sohle nicht ausschließlich der Gattung *Chlamydodon* eigen ist: ich finde es auch ganz zart, aber deutlich entwickelt bei der kleineren Form von *Chilodon Cucullulus* (= *Chilodon uncinatus* Ehrbg.), bei welchem es bis jetzt übersehen wurde, während ich es bei der großen Form vergebens suchte.

Die ganze Bauchfläche trägt Längsreihen dicht stehender, feiner Cilien, welche auf der Stirn etwas länger sind und oft, wie bei *Nassula hesperidea*, zu borstenähnlichen Büscheln vereinigt wirbeln. Die Rückenfläche ist ganz glatt.

Das feinkörnige, durchsichtige Plasma ist selten farblos, meistens durch einen diffus vertheilten Farbstoff in verschiedenen Nuancen orange-, ziegelroth, röthlich- oder bräunlichgelb gefärbt. Die Stirn trägt an ihrem rechten Rande selbst bei sonst ganz farblosen Exemplaren einen blutrothen Fleck. In der Mitte dieses Pigmentfleckes befindet sich ein krystallhelles, farbloses Körperchen von der Form einer Krystalllinse, welche aus dem Contour der Stirn etwas vorspringt und den ganzen rothen Fleck zu einem Miniaturauge ergänzt. Das ganze Gebilde

Digitized by Google

erinnert an jene räthselhaften Organe auf der Stirn von *Metopus sigmoides* und von *Gyrocoris oxyura*, welche aus einem schwarzen Fleck und einem soliden, krystallhellen, uhrglasförmigen Körperchen bestehen.

Der aus Stäbchen zusammengesetzte Schlund öffnet sich scheinbar etwa im vorderen Drittel der Bauchfläche. Man gewahrt hier eine auffallend große ovale Öffnung, von welcher ein gerader, dem hinteren Ende zu sich ein wenig verengender Schlund entspringt, welcher in der Längsachse des Körpers, oder schräg nach rechts, seltener nach links gerichtet verläuft. Es sind immer 16 breite, leistenartige Stäbchen vorhanden, welche vorn gerade abgestutzt sind und sich hier als ein länglicher Kranz von ovalen Perlen präsentiren.

Wie eben erwähnt, öffnet sich der weite Schlund nur scheinbar auf der Bauchfläche. Bei scharfer Einstellung gewahrt man, dass sich die feinen Cuticularstreifen und die Wimpern der Sohle über die Mundöffnung ohne Unterbrechung fortsetzen — und dies ist auch bei *Chl. Mnemosyne* der Fall — was keinen Zweifel darüber lassen kann, dass sich der Mund unmöglich auf der Sohle öffnen kann. In der That gelingt es auch unmittelbar zu beobachten, dass sich der Mund ganz in derselben Weise wie bei *Rhabdodon* öffnet. Der Stirnlappen ist nämlich aus zwei anliegenden Lamellen, zwei Klappen, zusammengesetzt, deren innere Flächen oft einen oder selbst zwei gegen den Mund convergirende, bogenförmige Falten werfen (Fig. 15, 16), welche leicht für adorale Wimperbogen gehalten werden könnten. Wenn nun Nahrung aufgenommen werden soll, trennen sich die beiden Klappen des Stirnlappens, es schlitzt sich derselbe gewissermaßen auf und es entsteht ein klaffender Spalt von verschiedener Länge (Fig. 17), durch welchen sich der Schlund etwas vorschiebt und die Nahrung — ausschließlich Diatomeen — aufnimmt. Die verschluckte Nahrung wird durch den bedeutend erweiterungsfähigen Rückensack aufgenommen. Der After mündet am hinteren Körperende in der Furche zwischen der Sohle und dem Rücken.

Contractile Vacuolen sind je nach der Größe des Individuums in wechselnder Zahl vorhanden; ich zählte deren 3—9, sie liegen zerstreut in der Sohle und münden auf der Bauchfläche.

Der ovale Kern liegt unterhalb des Schlundes, gewöhnlich in der Nähe des rechten Körperrandes. Er ist sehr hell, ganz homogen oder fein granulirt und enthält in seiner Mitte einen Querspalt. Seiner Oberfläche anliegend ist der kleine Nebenkern, manchmal auch 2—3, leicht zu entdecken.

Digitized by Google

Die Fortpflanzung geschieht, wie bei den übrigen Chlamydodonten, durch Quertheilung der frei umherschwärmenden Individuen.

Chlamydodon Cyclops wurde von mir, wie Eingangs erwähnt, schon vor mehreren Jahren in den siebenbürgischen Kochsalzteichen entdeckt; außer in dem Golfe von Neapel wurde er im Seewasser, wenigstens von neueren Forschern, nicht angetroffen und doch scheint er auch in der Ostsee vorzukommen: O. Fr. Müller erwähnt wenigstens unter dem Namen *Colpoda triquetra* ein Infusionsthier, welches, nach der Beschreibung und den charakteristischen Abbildungen zu urtheilen, mit *Chl. Cyclops* höchst wahrscheinlich identisch ist.

Es soll noch in einigen Worten die Einreihung unserer Species in die Gattung *Chlamydodon* gerechtfertigt werden. Dass unser Infusionsthier in die Familie der Chlamydodonten gehört, unterliegt wohl keinem Zweifel; eben so wenig kann bezweifelt werden, dass in dieser Familie von den von Stein aufgenommenen Gattungen (3. 109) nur an *Chilodon*, *Chlamydodon* und *Scaphidiodon* gedacht werden kann — *Phascolodon*, *Opisthodon*, so wie unser *Rhabdodon* und die weiter unten zu beschreibende *Aegyria* können füglich ausgeschlossen werden. Von Stein werden die drei Gattungen, je nachdem ihre ganze Bauchfläche oder aber nur das Mittelfeld derselben bewimpert ist, in zwei Gruppen getheilt (3. 109): in die erste gehört *Chilodon*, in die zweite *Chlamydodon* und *Scaphidiodon*. Nach diesem Princip müsste unser Infusionsthier in die Gattung *Chilodon* eingereiht werden; allein dieser ganzen Gruppirung fehlt meiner Ansicht nach die rechte Basis, da bei der Gattung *Chlamydodon* ganz entschieden die ganze Bauchfläche bewimpert ist und das quergestreifte Band, wie wir schon oben hervorgehoben, welches das bewimperte Mittelfeld der Bauchfläche umrahmen soll, sich durchaus nicht auf der Bauchfläche, sondern in der Falte zwischen der ganz bewimperten Sohle und dem wimperlosen Rücken befindet. Es ist allerdings ein wichtiger Unterschied zwischen der Bewimperung von *Chilodon* einerseits und von *Chlamydodon* und *Scaphidiodon* andrerseits, welcher sich aber nicht auf die Bewimperung der Bauchfläche bezieht, sondern darin besteht, dass bei *Chilodon* ein bogenförmiger, adoraler Wimperstreif vorhanden ist, welcher den beiden anderen Gattungen abgeht. Außerdem weicht *Chlamydodon* — und wie ich aus den Stein'schen Abbildungen schließen möchte, auch *Scaphidiodon* — dadurch von *Chilodon* wesentlich ab, dass der Mund sich nicht auf der Bauchfläche öffnet, wie bei *Chilodon*, sondern durch einen sich nur temporär öffnenden Schlitz des Stirnlappens zum Schlunde gelangt. Es wäre mithin *Chilodon* ganz auszuschließen und nur *Chlamydodon* und

Digitized by Google

Scaphidiodon in Betracht zu ziehen. Da nun aber dem letzteren das eigenthümliche quergestreifte Band fehlt und der Schlund aus ganz feinen, »borstenförmigen« Stäbchen zusammengesetzt ist, während unser Infusionsthier durch Vorhandensein des quergestreiften Bandes und durch die Zusammensetzung des Schlundes aus auffallend breiten Stäbchen von *Scaphidiodon* abweicht, hingegen sowohl in diesen, als auch in den übrigen Organisationsverhältnissen mit *Chlamydodon Mnemosyne* übereinstimmt und sich nur durch die mehr gestreckte Körperform, durch die Schmalheit des quergestreiften Bandes, durch doppelte Zahl der Schlundstäbchen und durch die größere Zahl der contractilen Vacuolen unterscheidet, so ist es wohl gerechtfertigt, wenn ich es in die Gattung *Chlamydodon* einreihe.

Aegyria Oliva Clap. et Lachm.

(Taf. 22 Fig. 1—5.)

Aegyria Oliva, Claparède und Lachmann, 1. 289.
» » S. Kent, 756.

Dieses eigenthümliche Infusionsthier, welches an den norwegischen Küsten zu Glesnäsholm nächst Sartorö von Claparède und Lachmann entdeckt und seither nicht wieder gefunden wurde, kommt im Golfe zwischen verschiedenen Algen nicht eben selten, aber immer nur in einzelnen Exemplaren vor und ist nicht nur nach Größe, die zwischen 0,08 und 0,14 mm wechselt, und Farbe, sondern nach Torsion des Körpers, welche den ganzen Habitus und die Vertheilung der Wimpern beeinflusst, so verschieden, dass man geneigt wäre, mehrere Species oder sogar Gattungen zu unterscheiden, bis man schließlich doch zur Einsicht gelangt, dass die extremsten Formen (Fig. 3, 5) zusammengehören müssen, da sie durch Übergänge verbunden sind, und dass die verschiedenen Formen lediglich von den verschiedenen Graden der Torsion des Körpers um die Längsachse abhängen. Es kommt bei *Aegyria* etwas Ähnliches vor, wie bei *Metopus sigmoides*, bei welchem die verschiedenen Grade der Torsion des Körpers die verschiedensten Formen hervorrufen, welche aber durch eine ununterbrochene Kette der Übergänge verbunden werden.

Ich will drei verschiedene Formen unterscheiden und mit der Schilderung der einfachsten beginnen.

a) Flache Form (Fig. 1, 2, 5).

Die Gesammtform ist die einer Ohrmuschel. Der rechte Körper-

Digitized by Google

rand steigt von hinten in einer Bogenlinie nach vorn, wo er sich jäh nach links krümmt und den abgerundeten, beweglichen Stirnlappen umschreibt. Der linke Körperrand läuft sanft S-förmig geschweift von der Stirnspitze nach hinten und umschreibt hier den ebenfalls abgerundeten und viel kleineren, unbeweglichen Schwanzlappen. Die Bauchfläche ist eben, der Rücken hingegen, besonders nach hinten, sanft gewölbt.

Die Cuticula der Bauchfläche trägt ein System feiner, dicht stehender Längsstreifen, welche in ihrem Verlauf so ziemlich den Randlinien des Körpers folgen. Die Streifen der rechten Hälfte der Bauchfläche laufen in ihrem hintersten Theile gerade oder in schiefer Richtung gegen den Scheitelpunkt des Schwanzlappens, während die der linken Hälfte eine Art von Wirbel um den Schwanzgriffel bilden. Der Rücken ist ganz glatt.

Die Wimpern sitzen dem Cuticularstreifen der Bauchfläche entlang; sie sind, besonders gegen die Stirn zu, ziemlich lang, dick, borstenähnlich. Aus dem Wirbel, welchen die Wimpern der linken Bauchhälfte bilden, entspringt ein auffallend kräftiger, sehr beweglicher Schwanzgriffel, schlank und dolchförmig bei kleineren (Fig. 5), dick conisch bei größeren, kräftigeren Exemplaren (Fig. 1, 2). Diese großen conischen Griffel zeigen eine eigenthümliche Structur, welche auch in der Abbildung von Claparède angedeutet ist: sie sind nämlich aus mehreren in einander geschobenen Kegelmänteln zusammengesetzt, welche ihnen eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Baumknospe verleihen; das ganze Gebilde macht auf mich den Eindruck, als ob die sich zu einem Wirbel concentrirenden, verlängerten Wimperreihen sich je zu einer Lamelle vereinigen möchten, welche Lamellen, spiralig auf einander gerollt, die einzelnen Kegelmäntel des Griffels bilden. Neben und unter dem Griffel bilden die letzten Wimpern der rechten Seite der Bauchfläche, bedeutend verlängert und verdickt, eine Gruppe von einigen starken Borsten, welche in gestreckter Form (Fig. 5) den Afterwimpern der Oxytrichinen sehr ähnlich sehen.

Über den Schlingapparat von *Aeg. Oliva* wird von Claparède und Lachmann einfach nur so viel angegeben, dass er gerade und kurz ist; in der gegebenen Abbildung aber (Pl. XV Fig. 15) sehen wir ein kurzes, enges, röhrenartiges Gebilde, welches nahe zum oberen Rand des Stirnlappens in schräger Richtung von links nach rechts verläuft. Dieses Gebilde ist allerdings vorhanden, entspricht aber durchaus nicht dem Schlunde, sondern einfach dem Contour des Mundes. Der Schlund ist nämlich eine kurze, breite, flachgedrückte Röhre, welche in kleiner

Digitized by Google

Entfernung unterhalb des Stirnlappens schräg von rechts nach links gerichtet und aus kurzen, breiten Stäbchen zusammengesetzt ist. Der Schlund hat einen ganz gleichen Bau, wie er von CLAPARÈDE und LACHMANN für *Trichopus Dysteria* (1. 338, Pl. XIV Fig. 15) — einem der *Aeg. Oliva* jedenfalls sehr nahe stehenden Infusionsthier — angegeben wird; das von CLAPARÈDE und LACHMANN für den Schlund gehaltene Gebilde ist aber, wie gesagt, nichts Anderes, als die spaltförmige Mündung der flachgedrückten, kurzen Schlundröhre.

Der Mund öffnet sich auch bei *Aeg. Oliva* nicht unmittelbar auf der Bauchfläche, wie es den Anschein hat, sondern ganz ähnlich, wie wir bei *Chlamydodon Cyclops* gezeigt haben, zwischen den beiden sich aufschlitzenden Lamellen des Stirnlappens. Der ganze Körper der flachen Form der *Aeg. Oliva* lässt sich mit einer ungleichklappigen Muschel vergleichen: die Bauchfläche entspricht der linken, der Rücken der rechten Klappe, der linke Körperrand dem Schlossrand, der rechte dem unteren Rand der Muschel. Der rechte Körperrand kann sich von der Spitze des Stirnlappens bis zum Munde und von dessen rechten Winkel auch weiter noch längs des rechten Randes in einer schmalen Zone aufschlitzen und Nahrung zum Munde gelangen lassen; auch scheint stets ein Wasserstrom durch die Rinne dieses Schlitzes getrieben zu werden. Die innere Grenze dieses Schlitzes ist oft durch feine Linien angedeutet (Fig. 1), ähnlich denen der Manteleindrücke der Muschelklappen. Wenn man das Thier von der Rückenseite betrachtet, so kann man an der Spitze des Stirnlappens den Anfang des hier meist klaffenden Schlitzes sehr deutlich unterscheiden (Fig. 1).

b) Olivaform (Fig. 4).

Wenn man Individuen der eben beschriebenen flachen Form von der Bauchseite betrachtet (Fig. 2, 5), gewahrt man längs des linken Randes des Körpers einen ganz schmalen, glatten, wimperlosen Streif, welcher ohne Zweifel dem umgestülpten Saum der glatten Rückenfläche entspricht. Denkt man sich nun den linken Rand des Rückens weiter abwärts gestülpt, gewissermaßen auf die Bauchseite gerollt, die Bauchfläche aber, in Folge der Drehung des ganzen Körpers um die Längsachse, entsprechend ausgehöhlt, so erhält man die Form, welche von CLAPARÈDE und LACHMANN treffend mit dem Gehäuse einer *Oliva* verglichen und für unser Infusionsthier als charakteristisch angesehen wurde. Die auf die Bauchseite gerollte glatte Oberfläche verdeckt, wie bei den Dysterinen, einen Theil der Bewimperung, so wie auch den charakteristischen Schwanzgriffel, unter welchem sich die Schwanz-

Digitized by Google

borsten zu einem pinselartigen Bausch vereinigen, ganz wie bei *Trichopus Dysteria*.

c) Zusammengerollte Form (Fig. 3).

Diese Form, welche einen ganz anderen Anblick bietet, als die zwei ersteren, lässt sich dennoch sehr leicht ableiten und ist eigentlich nichts Anderes, als die Olivaform in extremster Torsion. Der S-förmig gebogene, spindelförmige Körper ist fast auf der ganzen Oberfläche unbewimpert, nur ein schmales, vertieftes, der Torsion des Körpers folgendes Feld ist bewimpert; es entspricht der Bauchfläche der flachen Form, welche sich durch die umgerollten Ränder der glatten Rückenfläche muldenartig einsenkte und in Folge der Torsion des Körpers eine spirale Windung um die Längsachse erlitt.

Dieses eigenthümliche Zusammenrollen des Körpers steht in der Familie der Chlamydodonten nicht ganz vereinzelt da: ganz dasselbe Verhältnis, wie zwischen der flachen und zusammengerollten Form der *Aeg. Oliva*, besteht zwischen *Chilodon Cucullulus* und *Phascolodon Vorticella* (Stein, 3. 109), und man kann der Versuchung kaum widerstehen, anzunehmen, dass *Phascolodon* — ähnlich wie die zusammengerollte Form von *Aeg. Oliva* — keine selbständige Gattung ist, sondern nur eine seltene, zusammengerollte Varietät des flachen *Chilodon Cucullulus*.

Dass der Grad der Torsion des Körpers nicht nur die allgemeine Form, sondern auch die Lage des Schlundes, des Kernes etc. beeinflusst, ist selbstverständlich und erheischt wohl keine besondere Besprechung. Am meisten wird natürlich die Vertheilung der Bewimperung und mit derselben die Art und Weise der Locomotion beeinflusst.

Alle drei Formen schwimmen im freien Tropfen nach Art der hypotrichen Infusorien etwas schwerfällig mit fortwährenden Achsendrehungen. Dass hierbei die flache Form ein von der mehr drehrunden Olivaform, noch mehr aber von der zusammengerollten Form ganz verschiedenes Bild darbietet, braucht nicht erst näher begründet zu werden. Die gewöhnlichste Art der Locomotion, namentlich der flachen Form, ist das Kriechen auf solider Unterlage, wobei die Schwanzborsten und der Griffel als sehr thätige Nachschieber gebraucht werden. Die zusammengerollte Form fixirt sich mit Vorliebe mittels der Schwanzborsten auf längere Zeit an Algen und indem sie senkrecht aufgerichtet mit den starken Stirnwimpern einen lebhaften Strudel erzeugt, sieht sie einer ungestielten Vorticelline oder einem Räderthierchen auffallend ähnlich. Diese Art der Fixirung ist bei den anderen Formen, welche sich meist kriechend auf den Algenfäden herumtummeln, viel seltener.

Digitized by Google

Die sämmtlichen Formen gemeinsam zukommenden Organisationsverhältnisse sollen in Folgendem zusammengefasst werden.

Aeg. Oliva ist selten ganz farblos, meist in den verschiedensten Nuancen diffus gefärbt: schmutzig bräunlich, gelblich, grünlich, violett. Die von CLAPARÈDE und LACHMANN untersuchten Individuen waren dunkelroth und zwar verdankten sie ihre Färbung, wie es ausdrücklich bemerkt wird, den Bruchstücken von Ceramium, welche ihnen zur Nahrung dienten. In der That scheint die Farbe nicht selbst erzeugt zu sein, sondern, wie wohl bei allen Ciliaten, von dem zersetzten Farbstoff der Algen abzustammen. An der Spitze der Stirn, und zwar in dem etwas gedunsenen Saum der Rückenklappe des Stirnlappens, befindet sich stets ein scharf umschriebener dunkler, augenähnlicher Fleck, welcher bald tief schwarz ist, bald dieselbe Farbe in dunkler Nuance zeigt, welcher den übrigen Körper auszeichnet; bei grünlichen Individuen fand ich den Fleck von dunkler rothbrauner Farbe (Fig. 5). Die Form des Fleckes ist die einer concav-convexen Linse mit nach vorn gerichteter Concavität.

Der Kern liegt unterhalb des Schlundes; er ist ein recht großer, heller, rundlicher oder ovaler Körper mit einem Querspalt; an wechselnder Stelle seiner Oberfläche konnte ich einen runden Nebenkern ganz deutlich, auch ohne Anwendung von Reagentien, unterscheiden.

Die contractilen Vacuolen, welche, so wie der Kern, CLAPARÈDE und LACHMANN entgangen sind, sind etwa 3—4 an der Zahl und liegen zerstreut auf der Bauchfläche. Eine der Vacuolen liegt stets in der Nähe des Griffels und hier scheint sich auch die Afteröffnung zu befinden und zwischen den beiden Klappen, neben dem Griffel, zu münden.

Aeg. Oliva wurde von CLAPARÈDE und LACHMANN in die Familie der Dysterinen eingereiht. Die Vertreter dieser Familie weichen aber, wie bei der Beschreibung von *Dysteria armata* gezeigt werden soll, nach dem Bau ihres Schlundes von *Aeg. Oliva* wesentlich ab, hingegen stimmt *Aeg. Oliva*, sowohl was ihre übrige Organisation, als auch was ihren Schlund anlangt, mit den Chlamydodonten überein, sie muss demnach in der letzteren Familie untergebracht werden, in welcher ihr nächster Verwandter *Trichopus Dysteria* sein dürfte.

Digitized by Google

Onychodactylus[1] *Acrobates*[2] n. g. et n. sp.

(Taf. 22 Fig. 6—13.)

Dieses höchst sonderbare Infusionsthier ist eines der gemeinsten, zugleich aber auch der interessantesten des Golfes und tritt im dichten Rasen der Diatomeen, namentlich Gomphonemen, welche Ulven und andere größere Algen des Ufers überziehen, als herrschende Form auf. Nie habe ich ihn zwischen den Algen des Ufers der Chiaja, in der nächsten Nähe der Station, vergebens gesucht und konnte von ihm durch Behandlung größerer Algenstücke mit Pikrinschwefelsäure und Alkohol, dann Färben mit Boraxcarmin ganz vortreffliche Präparate mühelos erhalten.

Die Körperumrisse von *Onychodactylus Acrobates* stimmen mit denen von *Chilodon Cucullulus* ganz genau überein. Der sehr bewegliche, etwas nach links gekrümmte Stirnlappen ist, so wie auch der Bauch, dem mehr oder minder buckelartig gewölbten Rücken gegenüber abgeflacht, aber doch nicht ganz flach (Fig. 10). Bei genauerer Betrachtung des Bauches gewahrt man, besonders bei großen Exemplaren (Fig. 11), dass seine beiden Hälften eine ganz eigenthümliche und in entgegengesetzter Richtung gebogene Oberfläche haben. Es lassen sich nämlich auf der Bauchfläche zwei Hälften unterscheiden, welche vorn durch eine gebogene Linie, die von der Spitze der Stirn zum Munde führt, getrennt werden; am hinteren Körperende hingegen werden die beiden Hälften durch eine Einbuchtung, welche sich nicht ganz am hinteren Pole, sondern etwas am linken Rande befindet, angedeutet. Die rechte Hälfte der Bauchfläche ist in ihrem präoralen Theil etwas vertieft und erhebt sich ungefähr von der Mitte allmählich, während sich die linke Hälfte umgekehrt vorn hervorwölbt, um sich nach rückwärts allmählich zu vertiefen. Am hinteren Pole schiebt und windet sich die linke Hälfte gewissermaßen unter die rechte, wodurch eine Art von Wirbel entsteht (Fig. 7, 11), von dessen Torsionsgrade die Stelle und Tiefe der erwähnten Einbuchtung abhängt.

Die Größe ist bedeutenden Schwankungen unterworfen: die kleinsten Exemplare haben kaum die Länge von 0,06 mm, während mittelgroße 0,12 und die größten bis 0,20 mm erreichen.

Die Oberfläche des Rückens trägt eine ganz eigenthümliche Umhüllung, eine Art von zartem Panzer, welcher aus äußerst zartwan-

---

[1] *Ὄνυξ* = Kralle, *δάκτυλος* = Finger.

[2] *Ἀκροβάτης* = Akrobat.

Digitized by Google

digen, nach außen durch eine etwas gewölbte Deckplatte abgeschlossenen Prismen zusammengesetzt ist, welche dicht an einander gedrängt den Zellen einer Bienenwabe ähnlich sehen (Fig. 12). Nach ihrer Widerstandsfähigkeit verdient diese zarte Umhüllung den Namen eines Panzers allerdings nicht, denn schon durch verdünnte Essigsäure wird sie gänzlich zerstört. Bei ganz kleinen Exemplaren fand ich die »Zellen« der wabenartigen Hülle nach außen nicht abgeschlossen, sie schienen entweder ganz offen oder waren mit gallertartigen Tröpfchen verschiedener Größe bedeckt (Fig. 6).

Die Cuticula der Bauchfläche trägt feine Längsstreifen, deren Verlauf der folgende ist: von der Bogenlinie, welche von der Spitze des Stirnlappens zum Munde führt, ferner von der Umrandung des Mundes entspringen die zarten Längsstreifen, welche in ihrem Verlauf so ziemlich der Contourlinie der betreffenden Bauchhälfte folgen und sich am hinteren Ende des Körpers wirbelartig zum Schwanzgriffel winden. Längs dieser Streifen verlaufen auch die feinen, ziemlich langen Cilien, welche an den beiden Körperenden an Länge und Stärke etwas zunehmen. Die zum Munde führende Bogenlinie, welche ganz dem adoralen Wimperbogen von *Chilodon Cucullulus* entspricht, trägt eine Reihe langer Cilien, die längsten und stärksten des ganzen Körpers. Aus dem Wirbel des hinteren Körperendes entspringt ein äußerst kräftiger, gleich einem Finger beweglicher Griffel, welcher sich in die gewundene Furche des Wirbels gänzlich zurückziehen kann. Dieser Griffel, dessen Spitze gewöhnlich krallenähnlich gekrümmt ist, wird durch eine dicke, structurlose, lanzettförmige Lamelle gebildet, welche um ihre Längsachse hohlhippenartig gedreht ist und eine von einer derben Skelettmembran umgrenzte Achsenhöhle einschließt (Fig. 13), welche eine hyaline, gallertartige Substanz enthält, die sich mit Carmin sehr intensiv färben lässt (Fig. 8).

Der Mund liegt etwa im zweiten Fünftel der Bauchseite in der unmittelbaren Fortsetzung des adoralen Wimperbogens und bildet einen ziemlich langen, in der Richtung des adoralen Bogens oft etwas gebogenen Schlitz. Er wird von einem ganz eigenthümlichen Saum umfasst, welcher dem Schlunde der Chilodonten ähnlich sieht, aber nicht eingesenkt ist, sondern eine mehr äußerliche Umrandung bildet. Gleich dem Schlunde der Chilodonten ist dieser Rahmen aus ziemlich breiten Stäbchen zusammengesetzt, welche sich etwas sichelförmig einwärts biegen, welches Verhalten besonders in der Profilansicht deutlich hervortritt (Fig. 10). Innerhalb dieses Rahmens lässt sich längs des rechten Randes der Mundspalte ein feines Flimmern wahrnehmen, welches

Digitized by Google

den Eindruck macht, als ob sich hier ein äußerst zartes, undulirendes Bändchen befände (Fig. 11). In das Innere des Körpers lassen sich die scharf abgesetzten Fortsetzungen der Stäbchen in der Form sehr zarter Leistchen auf eine ziemlich lange Strecke verfolgen. Die inneren Enden dieser sich allmählich verfeinernden Schlundstäbchen konnte ich nicht ermitteln; dass aber der Schlund nicht, wie bei den Chlamydodonten, einfach in das Entoplasma mündet, gewahrte ich zuerst an gefärbten Präparaten (Fig. 8), bei welchen sich in der Rindenschicht der Leibessubstanz, unterhalb des Schlundes, eine schräg nach rechts gerichtete, in einen feinen Canal ausgezogene spindelförmige Aushöhlung wahrnehmen ließ, welche ich später, wenn auch weniger deutlich, auch an lebenden Exemplaren wahrnehmen konnte (Fig. 11). Der ganze postpharyngeale Theil des Schlingapparates lässt sich mit dem Pharynx (LACHMANN; Trichter, GREEFF; Oesophagus, BÜTSCHLI) der Vorticellinen und Ophrydinen vergleichen, welcher sich ebenfalls in einen feinen, erweiterungsfähigen Canal fortsetzt, der die Nahrungstheile in das verdauende Entoplasma gelangen lässt. Es scheint mir, dass der ganze Verlauf dieses langen Canals nur von der aufgenommenen Flüssigkeit passirt wird, während die soliden Nahrungstheile — lediglich Diatomeen — den Canal an beliebiger Stelle durchbrechen, um in das Entoplasma gedrängt zu werden. Dieses aber dürfte durch die Annahme erklärt werden, dass die zarte Grenzmembran des Canals keine geschlossene Röhre bildet, sondern einem zu einer Röhre gerollten Bande entspricht, welches, dem Druck der verschluckten Diatomeen nachgebend, sich in seinem ganzen Verlauf aufschlitzen kann.

Der After öffnet sich im hinteren Theile der Bauchfläche, in der Gegend des Griffels.

Die dünne Ectoplasmaschicht, welche den beweglichen Stirnlappen fast ausschließlich bildet, ist hyalin, das Entoplasma hingegen grob granulirt und schließt außer den verschluckten Diatomeen, mit welchen es oft ganz vollgestopft ist, sehr oft helle Safträume ein, welche demselben ein vacuolirtes, schaumiges Gefüge verleihen. Selten ist der Körper farblos, gewöhnlich ist er diffus strohgelb gefärbt; an der Spitze des Stirnlappens, dessen Zipfel einen auf den Rücken gestülpten Saum trägt, ist ein Fleck von intensiv chromgelber Farbe, welche auch bei sonst farblosen Exemplaren nicht fehlt.

Die einzige contractile Vacuole befindet sich gegen die Mitte des Körpers in der rechten Körperhälfte und öffnet sich auf den Rücken (Fig. 10).

Digitized by Google

Der Kern liegt der contractilen Vacuole gegenüber in der linken Körperhälfte auf der Bauchseite. Er ist oval, bohnen- oder nierenförmig und ist durch einen hellen Querspalt in zwei oft sehr ungleiche Hälften (Fig. 8) getheilt; stets konnte ich an wechselnder Stelle seiner Oberfläche einen runden Nebenkern unterscheiden. Die Substanz des Kernes besteht aus einer Rindenschicht, welche in ihrer hyalinen Grundsubstanz in gleichen Entfernungen zerstreute, matt grauliche Kügelchen enthält; durch Essigsäure oder noch deutlicher nach Behandlung mit Pikrinschwefelsäure und Carminfärbung treten, wie bei so vielen anderen Ciliaten, im Inneren des Kernes dicht gedrängte Binnenkörperchen auf, mit hellen Höfen, welche ganz kleinen bläschenförmigen Kernen sehr ähnlich sehen (Fig. 8).

Vermehrung durch Quertheilung hatte ich sehr oft Gelegenheit zu beobachten. Ohne mich in die Schilderung der Einzelnheiten des Theilungsprocesses einzulassen, will ich nur bemerken, dass die Substanz des Kernes ihre eben geschilderte Structur verliert und deutliche Längsstreifen zeigt, welche namentlich auf Anwendung verdünnter Essigsäurelösung sehr scharf hervortreten (Fig. 9).

Es wurde Eingangs erwähnt, dass die Körperumrisse von *Onychodactylus* genau mit denen von *Chilodon* übereinstimmen; indem ich zur Schilderung der Bewegungsweise von *Onychodactylus* übergehe, muss ich hervorheben, dass der Körper unseres Infusionsthieres durchaus nicht die Formbeständigkeit von *Chilodon* besitzt, sondern sich durch Contractilität auszeichnet; da aber diese Contractionen während des freien Umherschwärmens ganz plötzlich, wie zuckend, auftreten, verleihen sie der Locomotion von *Onychodactylus* ein ganz eigenthümliches Gepräge. *Onychodactylus* ist ein Verwüster der Diatomeen und hält sich, wie bereits erwähnt, im Rasen der Diatomeen, namentlich in dem Dickicht der zierlichen *Gomphonema*-Bäumchen auf, welche auf der Oberfläche größerer Algen ganze Wälder bilden. Auf den Ulven, welchen die Gomphonemen aufsitzen, oder auf dem Objectträger, bewegt er sich nach der Art der Chilodonten mittels seiner Bauchwimpern, wobei der Griffel als Nachschieber fungirt; im Umherkriechen setzt er aber immer und immer wieder ab, indem er sich von Zeit zu Zeit mit dem Griffel anstemmt und sich wie krampfhaft von vorn und von hinten gegen den angestemmten Griffel zuckend contrahirt, wobei sich der Rücken bedeutend hervorwölbt; diese charakteristischen zuckenden Contractionen rufen lebhaft ähnliche Zuckungen gewisser Oxytrichinen in Erinnerung. Den liebsten Aufenthalt von *Onychodactylus* bilden die *Gomphonema*-Bäumchen selbst, auf welchen er mit

Digitized by Google

staunenswerther Gewandtheit von Ast zu Ast, von Baum zu Baum klettert und seine akrobatischen Künste vorgaukelt. Beim Klettern wird der Stamm der Gomphonemen zwischen das Hinterende des Körpers eingeklemmt und mit dem Griffel wie mit einem Daumen geschickt umfasst; sich auf diese Weise festhaltend, gleitet er geschäftig auf den Bäumchen umher, tastet mit dem Stirnlappen Alles genau ab, macht zeitweilig seine krampfhaften Zuckungen, verschlingt hin und wieder ein geknicktes *Gomphonema* oder streckt sich auf einige Zeit, den Stiel festhaltend, gleich einem Räderthierchen und wirbelt durch ein munteres Spiel seiner vorderen Cilien einen Wasserstrom um sich herum.

Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Onychodactylus* zu anderen Infusorien, ferner die Stelle, die ihm im System zukommt, festzustellen, hat seine Schwierigkeiten. Gegenüber der einfachen Einverleibung in die Familie der Chlamydodonten, an welche man zu allererst denken möchte, müssen wichtige Verschiedenheiten in der Organisation des Schlingapparates in Erwägung gezogen werden. Das zarte undulirende Band innerhalb der aus Stäbchen zusammengesetzten Umrahmung des Mundes, ferner der postpharyngeale Canal wäre etwas ganz Fremdartiges für die Familie der Chlamydodonten und spricht entschieden gegen eine directe Einverleibung. Nächst den Chlamydodonten könnte man noch an den sonderbaren *Peritromus Emmae* denken, welchen Stein im Jahre 1862 bei Wismar in der Ostsee entdeckte (3. 165). In Betreff der allgemeinen Körperform, der Streifung und Bewimperung der Bauchseite, so wie der Fähigkeit des Zusammenschnellens — welche aber in weit excessiverem Grade dem *Peritromus* zukommt — stimmen die beiden Infusorien überein; allein *Peritromus* besitzt ein Peristom, welches genau dem der Oxytrichinen, namentlich von *Kerone Polyporum* entspricht, während *Onychodactylus* in seinem adoralen Wimperbogen, dem undulirenden Bande und zum Theil auch in dem postpharyngealen Abschnitt allerdings gewisse Anklänge an das Peristom und den Schlingapparat der Oxytrichinen darbietet, sich aber durch die Einschaltung des aus Stäbchen zusammengesetzten Schlundes von den Oxytrichinen ganz entschieden entfernt. Alles in Betracht genommen, scheint es mir ohne Zwang nicht thunlich, unseren *Onychodactylus Acrobates* irgend einer zur Zeit bekannten Familie der Infusorien einfach einzuverleiben, im Gegentheil muss ich ihn für den Vertreter einer besonderen Familie (*Onychodactylina*) ansehen, welche ihren Platz zwischen Stein's Chlamydodonten und Peritrominen einzunehmen hat und welche sich von beiden Familien durch den Bau des Mundes und Schlingapparates unterscheidet.

Digitized by Google

Dysteria armata Huxley.

(Taf. 21 Fig. 19—25.)

Dysteria armata, Huxley, 78.
» » Gosse, 138.
» » S. Kent, 752.

Über dieses Infusionsthier liegen nur zwei fast zu gleicher Zeit publicirte ältere Beobachtungen vor, von sehr ungleichem Werthe: die eine von Huxley, von welchem die Gattung aufgestellt und in die Nähe der Euplotinen gesetzt wurde, die andere von Gosse, welcher in *Dysteria armata* ein Räderthierchen aus der Familie der Monocercaden erkennen wollte. Die gänzliche Haltlosigkeit der letzteren Auffassung wurde bereits von Claparède und Lachmann klargestellt (1. 280) und verdient gewiss nicht noch heut zu Tage berücksichtigt zu werden. Den Verfassern der Études, so wie Stein verdanken wir eine genauere Kenntnis nahe verwandter Species. Was den Namen anlangt, so wäre jedenfalls auf *Ervilia*, welche Dujardin für die von Ehrenberg unter dem Namen *Euplotes monostylus* beschriebene Dysterine vorschlug, zurückzugreifen, wenn dieser Name nicht bereits 1822 für ein Weichthier vergeben worden wäre.

Der starre, von beiden Seiten flachgedrückte Körper ist in seinen Umrissen *Stylonychia Mytilus* oder noch mehr einer *Cypris* ähnlich und ist, wie die Schale der Ostracoden, gewissermaßen aus zwei Klappen zusammengesetzt, welche ich, Huxley und Claparède-Lachmann folgend, als rechte und linke Klappe unterscheiden will, und welche in der von Stein gebrauchten Terminologie (3. 119) der Rücken-Bauchschale entsprechen.

Die rechte Klappe ist eigentlich die Hauptklappe, welche vorn, hinten und am Bauchrande die linke überragt; sie ist sanft muschelförmig gewölbt, und ihre Umrisse entsprechen denen des ganzen Körpers. Am Rückenrande, wo sich die beiden Klappen verbinden, ist eine rinnenähnliche Furche, welche in der gewöhnlichen Seitenlage des Körpers durch einen körnchenlosen, hellen Saum angedeutet wird. — Die linke Klappe ist bedeutend kleiner, als die rechte; ihr vorderer, freier Rand ist eigenthümlich ausgezackt, die scharfen Ränder der Einbuchtungen sind oft umgestülpt, und von den Zacken entspringen bogenförmige Falten, welche nach rückwärts allmählich verschwinden. Der Bauchrand der linken Klappe ist einwärts gerollt und gegen das hintere Ende tief ausgebuchtet.

Digitized by Google

Die Länge des Körpers beträgt 0,08—0,12, bei einer Breite von 0,05—0,06 mm.

Die ganze äußere Oberfläche ist mit einer starren, glatten, panzerartigen Cuticula bedeckt; auf der muldenförmig ausgehöhlten inneren Fläche der rechten Klappe ist die Cuticula hingegen sehr zart und trägt Streifen, welche in ihrem Verlaufe der Contourlinie der rechten Klappe folgen; an der linken oberen Ecke winden sich die Streifen in einem Bogen und verschwinden unter dem zackigen Rande der linken Klappe.

Längs dieser Streifen, also an der muldenförmig vertieften inneren Oberfläche der rechten Klappe, sitzen die dicht gereihten, langen Cilien, welche sich nach vorn zu wahren Borsten verdicken. Aus der Tiefe der bereits erwähnten hinteren Einbuchtung der linken Klappe entspringt ein sehr beweglicher Griffel, welcher sich nach vorn ganz unter die linke Klappe einschlagen kann. Während der Griffel bei anderen Dysterien mehr oder minder kegel- oder pfriemenförmig ist, ist er bei unserer Art wie die Schneide eines Messers abgeflacht und besteht aus einem geschweiften Stiel und einer dreieckig-sichelförmigen Klinge, am vorderen Rand stumpf, am hinteren zu einer Schneide zugeschärft. Hinter dem Griffel entspringt ein Büschel langer, sichelförmig gebogener, ziemlich steifer Borsten.

In der eigenthümlichen Art der Torsion und Zusammendrückung des Körpers, so wie in der Bewimperung stimmt *Dysteria armata* mit der von mir als *Oliva*-Form bezeichneten Form von *Aegyria Oliva* auffallend überein.

Außer der Körperform und Bewimperung kommt den beiden Infusorien auch eine ähnliche Art der Locomotion zu. Mittels ihrer langen Wimpern kriecht *Dysteria armata* nach Art anderer Hypotrichen behende umher, wobei der Griffel, wie das Schwänzchen einer *Daphnia* oder eines *Lynceus*, ununterbrochen vor- und rückwärts pendelt, sich an irgend einen festen Gegenstand anzustemmen und den Körper ruckweise vorwärts zu schnellen trachtet. Sehr oft trifft man *Dysteria armata* gleich anderen Dysterien oder *Aegyria Oliva*, mit dem Griffel und den Schwanzborsten an Algen angeklammert, wobei das Spiel der vorderen Körperwimpern gleich der des Wirbelorgans der Räderthiere einen lebhaften Strudel erzeugt. Diese eigenthümliche Art des Wirbelns wird von *Dysteria monostyla* (= *Ervilia Legumen* Duj.) bereits von Dujardin erwähnt und ist die einzige der von Gosse so überschätzten Ähnlichkeiten zwischen Dysterien und Räderthierchen.

Der Mund ist zwischen den beiden Klappen verborgen und liegt

Digitized by Google

in der Ecke, wo der Bauchrand der linken Klappe in den gezackten Stirnrand umbiegt. Aus dieser Ecke führt der eigenthümlich gebaute Schlund in schräger Richtung nach links und rückwärts. Der auffallendste Theil des Schlundes ist ein meist etwas bräunlich gefärbtes, starres Skelettstück von fein zugespitzter Dolchform, dessen Ränder nach einer Seite umgebogen sind, so dass sie eine Rinne bilden; nach vorn sind die beiden Ränder der Rinne in leistenartige Schenkel ausgezogen. Ganz vorzüglich und plastisch wurde dieses Skelettstück von Huxley dargestellt (vgl. S. Kent, Atlas, Pl. XLII Fig. 29, 30). Oberhalb dieses dolchartigen Skelettstückes wird von Huxley noch ein complicirt gebauter steifer Ring unterschieden, welcher aus zwei paarigen und einem unpaaren Skelettstück besteht und dem Kehlkopfe eines Säugethieres nicht ganz unähnlich ist. Ich muss gestehen, dass ich mich von dem Vorhandensein dieses Ringes nicht überzeugen konnte; nach meinen Untersuchungen ist der vor dem dolchartigen Skelettstück gelegene Theil des Schlundes überhaupt nicht steif, sondern bildet ein aus zarter Cuticula gebildetes Röhrenstück, welches, je nachdem es sich auf- oder einrollt, seine Umrisse wechselt. Im aufgerollten Zustande (Fig. 21) präsentirt sich der vordere Abschnitt des Schlundes in der Form eines lose, tütenförmig gewundenen Bandes, welches einen weiten Röhrenabschnitt mit kreisförmiger, klaffender Mundöffnung bildet und dem das dolchförmige Skelettstück zur Fixirung dient, gewissermaßen dessen Spindel darstellt; im eingerollten Zustande stellt hingegen dieser Abschnitt des Schlundes ein ganz unscheinbares, um die Spindel eng aufgerolltes Röhrchen dar, so dass man gar nicht erklären könnte, wie die zur Nahrung dienenden Oscillarienstücke von bedeutender Dicke durch denselben aufgenommen werden können (Fig. 19).

Von Huxley wird nur eine einzige contractile Vacuole angeführt, ich hingegen fand constant deren vier, sämmtlich an der linken Klappe, und zwar zwei in der Nähe des Bauchrandes, die anderen zwei in der des Rückenrandes der linken Klappe. Neben der contractilen Vacuole, bei der Ansatzstelle des Griffels, befinden sich gewöhnlich noch einige nichtcontractile Safträume; auch befindet sich hier an der Basis des Schwänzchens die Afteröffnung.

Das Protoplasma von *Dysteria armata* ist selten ganz farblos, meist ist es zart rosa oder violett angehaucht. Links von dem Schlunde befindet sich in dem vorderen Körpertheile gewöhnlich, aber durchaus nicht immer, eine scharf umschriebene amethystfarbige Kugel, welche auch von Huxley erwähnt wird. Sowohl der diffuse Farbstoff, als auch dessen Anhäufung in der eben erwähnten grell gefärbten Kugel dürfte

Digitized by Google

mit größter Wahrscheinlichkeit vom zersetzten Phycochrom der verdauten Oscillarien abstammen. Das Protoplasma der linken Klappe ist gewöhnlich, außer feinen Granulationen, mit stark lichtbrechenden, fast fettglänzenden, ziemlich gleich großen Kügelchen erfüllt, das der rechten Klappe hingegen ist, eine hyaline Randzone ausgenommen, sehr fein granulirt; dem Bauchrande der rechten Klappe ist sehr oft eine Reihe ganz gleich großer, stark lichtbrechender Kügelchen eingelagert, welche an jene ziemlich stark lichtbrechende Körperchen erinnern, welche sich nach CLAPARÈDE-LACHMANN zwischen den beiden Klappen des vorderen Körperendes von *Idmna sulcata* (1. 284) gewöhnlich zu Vieren befinden.

Der Kern ist etwas unterhalb der Mitte des Körpers neben dem dolchartigen Skelettstück des Schlundes gelegen. Er ist ein heller ovaler Körper mit einem gewöhnlich nicht ganz in der Mitte gelegenen Querspalt; sein feinerer Bau (Fig. 21, 24) stimmt vollkommen mit dem überein, den wir bei *Onychodactylus Acrobates* beschrieben haben. An wechselnder Stelle der Oberfläche des Kernes befindet sich ein rundlicher Nebenkern.

Zwischen den normalen fand ich auffallend in die Länge gezogene Exemplare (Fig. 22), welche sich auch durch den Kern von den übrigen unterschieden; derselbe war bei sonst ganz normaler Structur ebenfalls bedeutend in die Länge gezogen und enthielt drei Querspalten; ferner war auch noch der Nebenkern in doppelter Zahl vorhanden. Außer den erwähnten Abweichungen zeigten diese Exemplare ganz die normale Organisation und gar keine Andeutungen eines im Gange stehenden Theilungsprocesses. Es hat den Anschein, als ob solche gestreckte Individuen dadurch entstehen möchten, dass der regelmäßige Verlauf des Theilungsprocesses durch irgend eine unbekannte (innere oder äußere?) Ursache — wohl nur auf einige Zeit — gehemmt, unterdrückt wird.

Bei normalem Verlaufe der Quertheilung bekommt sowohl der Kern als auch der Nebenkern eine längsstreifige Structur (Fig. 25), im Ubrigen nimmt der Theilungsprocess (Fig. 23) denselben Verlauf, welchen STEIN für *Dysteria monostyla* (= *Ervilia monostyla* Stein) ganz genau schilderte (3. 120).

Digitized by Google

Holosticha flavorubra mihi.

(Taf. 22 Fig. 14—17.)

a) var. *flava*.

Oxytricha flava
» » var. *carnea* } Cohn, 2. 288.

Holosticha flava, S. Kent, 769.

b) var. *rubra*.

Oxytricha rubra, Ehrenberg, 364.
» » Dujardin, 419.
» » Cohn, 2. 291.

Holosticha rubra, S. Kent, 770.

August Wrzesniowski war der Erste, der bei der Beschreibung zweier mariner Oxytrichen von der Ostküste von Rügen (*Oxytricha pernix* und *O. Kesslerí*) darauf hinwies (3. 277), dass die Gattung *Oxytricha* in dem ihr von Stein in seiner vortrefflichen Monographie der Hypotrichen zugewiesenen Umfange bereits so heterogen ist, dass eine specielle Gliederung der dieser Gattung zugezählten Formen sehr wohl am Platze sein dürfte. Er schlägt vor, die Gattung in zwei Gruppen zu spalten: die eine für Arten mit continuirlichen, die andere mit unterbrochenen Bauchwimperreihen; die letzteren, welche die nächsten Verwandten der Stylonychien sind, von denen sie sich eigentlich nur durch ihren metabolischen Körper unterscheiden, könnten den bisher üblichen Gattungsnamen *Oxytricha* auch ferner behalten, während er für die Arten mit ununterbrochenen Bauchwimperreihen, welche sich der Gattung *Uroleptus* nähern, den neuen Gattungsnamen *Holosticha* vorschlägt. Auch V. Sterki trennt in seiner für die Kenntnis der Bewimperung der Oxytrichinen höchst wichtigen Arbeit die Arten mit ununterbrochenen von denen mit unterbrochenen Bauchwimperreihen und schlägt für erstere den neuen Gattungsnamen *Amphisia* vor (1. 57), welcher jedenfalls der älteren Benennung Wrzesniowski's weichen muss[1]. In

---

[1] Saville Kent will in seinem »Manual« beide Gattungen aufrecht erhalten und sie durch die Stellung der Randwimperreihen unterscheiden (741, 767—769). Von der Gattung *Amphisia* wird gesagt: »The marginal setae not projecting at the periphery but forming two outher rows in close proximity to the ventral setae, with which they correspond in size and character«; von *Holosticha* aber: »a continous projecting border of marginal setae«. Die Unterscheidung nach diesem Princip ist meiner Ansicht nach nicht durchführbar: unter den von S. Kent zur Gattung *Amphisia* gezogenen fünf Species sind nämlich zwei (*A. pernix* Wrz. sp.

Digitized by Google

diese von den Oxytrichen mit unterbrochenen Bauchwimperreihen mit Recht zu trennenden Gruppe gehören die großen marinen Oxytrichinen, welche unter den Namen *Oxytricha rubra* Ehrbg., *Ox. flava* Cohn und deren Varietät *carnea* Cohn bekannt und höchst wahrscheinlich nur Varietäten eines und desselben Infusionsthieres sind.

Die bis jetzt gekannte Verbreitung der in Rede stehenden Holostichen ist eine sehr weite: die ziegelrothe *H. rubra* ist aus der Ost- und Nordsee, dem Canal, von der Küste von N.-Wales und aus der Bucht von Lyon bekannt, während die *H. flava* und deren fleischrothe Varietät mit der *H. rubra* zusammen nur von Cohn in einem Aquarium, welches Seewasser von Helgoland und von den Küsten von Dorsetshire enthielt, beobachtet wurde. Ich fand *H. flava* und *rubra* auf Ulven und zwischen anderen Algen des Ufers, so wie auf der Oberfläche mit Algen bewachsener Crustaceen sehr häufig, und zwar *H. flava* häufiger zwischen frisch geschöpften Algen, während sich in meinen Culturen *H. rubra* massenhaft entwickelte. Von Cohn wird berichtet, dass sich *H. flava* und deren fleischrothe Varietät mit Vorliebe zwischen verwesenden animalischen und vegetabilischen Theilen, die feuerrothe *H. rubra* hingegen nur zwischen lebenden Algen aufhält; ich habe gerade das Gegentheil gefunden und auch Ehrenberg fand seine *Oxytricha rubra* massenhaft in monatelang aufbewahrtem, abgestandenen Seewasser.

Ich will zuerst die gelb gefärbte Varietät beschreiben und dann mit dieser die ziegelrothe vergleichen.

a) Var. *flava* (*Holosticha flava* Cohn sp.).

(Taf. 22 Fig. 14, 15.)

Der contractile und flexile Körper ist linear-elliptisch, an beiden Enden verschmälert, im gestreckten Zustande etwa 5—6mal so lang wie breit; sein hinteres Ende ist fast schwanzartig, das vordere schnabelartig nach links gebogen. Der Rücken ist gewölbt, die Bauchseite flach oder sogar muldenförmig und geschweift ausgehöhlt (Fig. 15).

---

und *A. Kessleri* Wrz. sp.), deren Randwimperreihen sich durchaus nicht eng den beiden Bauchwimperreihen anschließen; unter den zur Gattung *Holosticha* vereinigten vier Species sind aber wieder zwei (*H. flava* Cohn sp. und *H. rubra* Ehrbg. sp.), deren Randwimperreihen nicht rand-, sondern ganz entschieden bauchständig sind. Es lassen sich die Holostichen allerdings in zwei distincte Gruppen theilen, aber nach einem anderen Charakter: nämlich nach Vorhandensein oder Abwesenheit der griffelförmigen Stirnwimpern; in die letztere Gruppe gehören *Holosticha pernix* Wrz. und *H. flava* und *rubra*, während alle anderen Holostichen der ersteren Gruppe angehören.

Digitized by Google

Länge und Gesammtform des Körpers ändern sich übrigens je nach dem Grade der Contraction, denn ich muss es COHN gegenüber, der die Contractilität von *H. flava* negirt, ganz entschieden behaupten, dass sie — wenigstens die gelbe neapolitanische Oxytrichine, welche ich mit der *O. flava* von COHN für identisch halte — fast denselben Grad der Contractilität besitzt, wie die *H. rubra*.

Die Länge des Körpers wechselt im gestreckten Zustande zwischen 0,20—0,27, die größte Breite zwischen 0,04—0,06 mm.

Das Peristom erstreckt sich etwa auf den fünften Theil des gestreckten Körpers. Es ist ziemlich schmal muldenartig eingesenkt und wird rechts und vorn vom wulstartig gedunsenen Stirnfeld überragt, so dass nur das adorale Band mit den wimperartigen Membranellen gut sichtbar ist. Da der freie Saum des adoralen Bandes nur wenig über die Stirn vorragt, erscheint die Oberlippe nur als eine sehr schmale halbmondförmige Lamelle, deren Ende auf der rechten Seite oft ein wenig auf die Bauchfläche übergreift. Von den übrigen Bestandtheilen des Peristoms — welches, wie wir dies durch die neueren Untersuchungen von STERKI, M. KOWALEWSKY und VAN REES kennen, bei den Oxytrichinen und den nahe verwandten Euplotinen eine sehr complicirte Bewimperung trägt — konnte ich bei der versteckten Lage desselben, wodurch es sich zum eingehenderen Studium nicht eignet, nur die am rechten Saume gelegene undulirende Membran erkennen. Das adorale Band trägt, wie bei allen Oxytrichinen, keine eigentlichen Borsten, sondern fein zugespitzte, sichelförmige Wimperlamellen, sogenannte Membranellen (STERKI) oder Wimperplatten (VAN REES), welche vom unteren Theile der adoralen Zone allmählich an Länge zunehmen und deren leistenartige Insertionen die parallele Querstreifung des adoralen Bandes hervorrufen. Am hinteren Ende des Peristoms befindet sich, wie bei allen Oxytrichinen, der schwer sichtbare Mund, der in den kurzen, nach rechts und abwärts gebogenen und mit einer Wimperquaste endenden Schlund führt.

Die Bewimperung besteht aus vier Wimperreihen der Bauchfläche, von denen die zwei mittleren den Bauch-, die zwei seitlichen, welche aber auch immer bauchständig sind, den Randwimperreihen der Oxytrichen entsprechen. Die linke Reihe der Randwimpern endet etwa in der Höhe des hinteren Endes des Peristoms, die rechte hingegen setzt sich mit den Bauchwimperreihen auf das Stirnfeld fort und krümmt sich vorn mit den Bauchwimperreihen in einem Bogen zur Spitze der Stirn. Die Bauchwimperreihen sind am hinteren Körperende mehr linksständig, erreichen dann die mittlere Zone der Bauchfläche, um sich

Digitized by Google

allmählich nach rechts auf das Stirnfeld zu wenden, dessen Krümmung sie sammt der rechten Wimperreihe folgen. Sämmtliche Wimperreihen bestehen aus ziemlich langen und starken Borsten. Besondere Stirnwimpern, die sich durch Größe und Stärke von den übrigen Wimpern des Stirnfeldes unterscheiden ließen, sind eben so wenig vorhanden, wie bei der nahe verwandten *H. crassa* (*Oxytricha crassa* Clap. et Lachm. 1. 147) und *H. pernix* Wrz. (3. 273); hingegen lassen sich fünf starke Afterwimpern am hinteren Körperende unterscheiden.

In dieser Beschreibung der Bewimperung ließ ich die abweichende Darstellung von Cohn absichtlich ganz unberücksichtigt und will hier nur so viel bemerken, dass Cohn — dem in seiner Arbeit offenbar hauptsächlich nur daran gelegen war, die Aufmerksamkeit der Forscher auf die Seeinfusorien zu lenken — über die Art der Bewimperung der von ihm beschriebenen Oxytrichinen ganz im Unklaren blieb: so verlegt er z. B. die adorale Wimperzone sowohl von *H. flava*, als auch von *H. rubra* und seiner *Oxytricha Scutellum* auf den rechten, inneren Rand des Peristoms, was wohl einem jeden Kenner der Oxytrichinen ganz unmöglich erscheint.

Das meist grob granulirte Plasma von *H. flava* ist stets gelb gefärbt, welche Farbe in den verschiedensten Nuancen von Bernstein-, Stroh- und Bräunlichgelb wechselt; oft sind die beiden Körperenden fast farblos, doch auch bei den blassesten Exemplaren ist die nach links gekrümmte Vorragung der Stirn von gesättigter dottergelber Färbung. Sowohl auf der Bauch- als auf der Rückenfläche lassen sich, wie bei gewissen Urolepten und Urostylen, vier breite grob granulirte Streifen, welche mit hyalinen abwechseln, mehr oder minder deutlich unterscheiden. Das Entoplasma, welches oft von Vacuolen durchsetzt ist, enthält gewöhnlich Diatomeen, welche, wenn auch nicht die ausschließliche, doch jedenfalls die hauptsächliche Nahrung bilden.

Was die Kerne anlangt, so bin ich jetzt, da ich diese Zeilen schreibe und die Richtigkeit meiner in Neapel gemachten Beobachtungen nicht mehr controlliren kann, in arger Verlegenheit. Ich fand nämlich zwei wohl entwickelte Kerne und Nebenkerne, die mit denen der meisten Oxytrichinen ganz genau übereinstimmen; der eine Kern befindet sich nach meinen Zeichnungen am hinteren Ende des Peristoms, zwischen dem adoralen Bande und dem linken Körperrande, der andere hingegen etwas oberhalb der Körpermitte, ebenfalls in der Nähe des linken Körperrandes. In einer so eben erschienenen Arbeit wird hingegen von A. Gruber (3. 143) mit aller Entschiedenheit behauptet, dass bei *H. flava* und »ihren verschiedenen Farbennuancen« keine

Digitized by Google

eigentlichen Kerne vorhanden sind, sondern dass die Kernsubstanz in zahlreichen kleinen, theils gleich, theils ungleich großen Bestandtheilen durch das Protoplasma des Körpers vertheilt ist, ganz so, wie bei der bekannten Zersplitterung der Kerne nach aufgehobener Conjugation, und ich kann in der That kaum der Versuchung widerstehen, anzunehmen, dass die Präparate GRUBER's von solchen Exemplaren herrühren, die kurz vorher eine Conjugation eingegangen waren; in meiner Auffassung, dass der *H. flava* und »ihren verschiedenen Farbennuancen« unter normalen Verhältnissen zwei Kerne zukommen, werde ich noch dadurch bestätigt, dass bei einer der Farbennuancen, nämlich bei der *H. rubra*, die zwei Kerne schon von EHRENBERG gesehen wurden, wie dies die folgenden Worte unzweifelhaft bezeugen: »Im Innern waren außer den dicht gedrängten rothen Körnchen viele Blasen, Magenzellen, dazwischen zwei große Drüsen.«

Die einzige contractile Vacuole liegt gegen die Mitte des Körpers, bald mehr in der vorderen, bald mehr in der hinteren Körperhälfte und, wie bei allen Oxytrichinen, am linken Körperrande.

COHN bemerkt eigens, er habe, trotzdem er die *H. flava* massenhaft antraf, keine Theilung beobachtet; mir kamen Theilungszustände, von welchen ich nichts Näheres zu berichten habe, recht häufig vor.

b) Var. *rubra* (*Holosticha rubra* Ehrbg. sp.).

(Taf. 22 Fig. 16, 17.)

H. rubra unterscheidet sich, die eigenthümliche Färbung ausgenommen, durch nichts Wesentliches in der Organisation von *H. flava*. Wenn ich erwähne, dass *H. rubra* gewöhnlich größer ist, im gestreckten Zustande die Länge von 0,30—0,40 mm erreicht und, wenigstens im nicht ganz gestreckten Zustande, eine plumpere Form hat (Fig. 16) als *H. flava*, so habe ich die Unterschiede ziemlich erschöpft; ich muss aber sogleich noch hinzufügen, dass auch diese Unterschiede nicht für alle Exemplare gelten. Als wichtiges Merkmal von *H. rubra* wird von COHN die Contractilität angeführt, welche der *H. flava* nicht zukommt. Dem muss ich aber nach meinen Untersuchungen entschieden widersprechen. Es ist zwar richtig, dass der *H. flava* nicht jener extreme Grad der Contractilität eigen ist, als der *H. rubra*, namentlich jenen großen Exemplaren der letzteren, welche sich zwischen faulenden Algen massenhaft vermehren und deren von Vacuolen durchsetzter Körper an Contractilität mit der von *Uroleptus Piscis* wetteifert; allein einen immerhin bedeutenden Grad der Contractilität besitzt auch die

Digitized by Google

H. flava (Fig. 15), und ferner muss ich auch hervorheben, dass die Exemplare von *H. rubra*, welche ich zwischen Algen auf der Oberfläche verschiedener Krebse antraf, viel weniger contractil waren, als jene, welche ich zwischen faulenden Algen cultivirte.

Der eigentliche Unterschied zwischen *H. flava* und *rubra* ist die Färbung, welche bei der *rubra* eine ziegelrothe ist in den verschiedensten Nuancen. Sowohl auf dem Rücken als auf der Bauchfläche lassen sich je vier Streifen unterscheiden, welche sich durch eine Reihe intensiv gefärbter, kreisrunder oder ovaler Flecke auszeichnen. Die Fleckenreihen heben sich oft sehr grell von der übrigen Färbung ab, während sie bei vielen Exemplaren nur blass angedeutet sind; doch fehlen sie nie gänzlich, ja sie scheinen den Anfang, die Ausgangspunkte der rothen Färbung zu bilden: denn man findet hin und wieder Exemplare, welche ganz gelb sind oder nur einen blassen röthlichen Anflug besitzen, deren Fleckenreihen aber bereits sich ganz kenntlich ausgebildet haben. Solche Übergänge von der gelben zur rothen Farbenvarietät scheinen schon Cohn vorgekommen zu sein, da er bei der Beschreibung der Farbe von *H. flava* bemerkt: »Seltener finde ich in den Seitenlinien des Bauches größere rothe Körnchen in einfacher Reihe eingebettet« (2. 289). Ich fand derlei Übergänge (chromgelbe Exemplare mit acht wohl entwickelten rothen Fleckenreihen) zwischen Algen, welche eine *Pisa* mit sich herumschleppte. Ein solcher Übergang zwischen den beiden Farbenvarietäten ist entschieden auch die von Cohn als Varietas *carnea* bezeichnete *Holosticha*, welche er wegen Mangel der Contractilität nicht zu *H. rubra*, sondern zur *flava* rechnete. Die rothe Farbe bildet übrigens selbst bei den dunkelsten Holostichen nur eine ganz dünne, oberflächliche Schicht, welche die gelbe Farbe nur verdeckt, wovon man sich beim Zerfließenlassen leicht überzeugen kann: die im Absterben zerfließenden Exemplare ändern nämlich ihre Farbe, wie dieses bereits von Ehrenberg bemerkt wurde, vom Ziegelrothen plötzlich in das Strohgelbe.

Da sich nun zwischen *Holosticha flava* und *rubra* keine wesentlichen Verschiedenheiten in der Organisation constatiren lassen, die verschiedenen Färbungen aber, selbst wenn sie durch Übergänge nicht verknüpft wären, gewiss keinen hinreichenden Grund zu einer specifischen Trennung bieten würden, so glaube ich nur correct zu handeln, wenn ich die gelben, fleisch- und ziegelrothen Farbenvarietäten in eine Art vereinige.

Digitized by Google

Holosticha Scutellum Cohn sp.

(Taf. 22 Fig. 18.)

Oxytricha Scutellum, Cohn, 2. 42.
» » S. Kent, 788.
» » Gruber, 3. 142.

Diese kleine Oxytrichine fand ich in einzelnen Exemplaren in längere Zeit aufbewahrtem Seewasser mit faulenden Algen in der Gesellschaft von *Holosticha flavorubra*, *Urostyla gracilis*, *Oxytricha saltans*, *Strombidium sulcatum*, *Acineta foetida* etc.

Der nur in geringem Grade flexile und contractile Körper ist elliptisch, vorn auf der rechten Seite schief abgestutzt, flachgedrückt. Der Rücken ist wenig erhöht, die Bauchfläche in ihrer mittleren und hinteren Region etwas muldenförmig vertieft. Das vertiefte, enge Peristom reicht etwa bis zum vorderen Drittel des Körpers und ist, besonders an seinem vorderen Theile, von der nach links gekrümmten Stirn zum Theil überwölbt. Das breite adorale Band trägt verhältnismäßig sehr lange Wimperplättchen, von welchen namentlich die fünf vorderen weit über die halbmondförmige Oberlippe vorragen. Von den etwaigen übrigen Bestandtheilen des Peristoms ließ sich nur die undulirende Membran am inneren Peristomrande erkennen.

Die Bewimperung der Bauchfläche besteht aus zwei Reihen von ununterbrochenen, ziemlich entfernt von einander stehenden Bauchwimpern. Da die mittlere Region der Bauchfläche, wie erwähnt, gewöhnlich muldenartig vertieft ist und die linke Reihe der Bauchwimpern in die größte Vertiefung dieser Mulde fällt, während die übrigen Wimperreihen in ihrem ganzen Verlaufe außerhalb der Vertiefung liegen, lässt sich die ganze Bewimperung schwer überblicken und die linke Bauchwimperreihe leicht übersehen. In dieser linken Reihe sind die Bauchwimpern stärker und stehen etwas entfernter, als in der rechten Reihe, ein Verhalten, welches nach Stein auch bei *Uroleptus Musculus* vorkommt (3. 177). Die rechte Reihe der Randwimpern und die beiden Bauchwimperreihen convergiren auf dem Stirnfelde gegen dessen nach links gebogene Spitze. Die linke Reihe der Randwimpern reicht vorn bis zum Peristom. Beide Reihen von Bauchwimpern scheinen in der Gegend der Afterwimpern aufzuhören. Sämmtliche Wimperreihen bestehen aus ziemlich starken borstenförmigen Wimpern. Besondere Stirn- und Schwanzwimpern sind nie vorhanden. Ganz eigenthümlich und sehr charakteristisch sind die langen, kräftigen, griffel-

Digitized by Google

förmigen Afterwimpern, deren Zahl und Insertion von der verwandter Arten bedeutend abweicht. Die typische Zahl der Afterwimpern ist bei den Oxytrichinen bekanntlich 5 und nur *Onychodromus grandis* hat nach Stein deren 5—6, *Urostyla Weissei* 7—8, *U. grandis* 10—12 und *Holosticha Kessleri* nach Wrzesniowski 12—15. Zu diesen wenigen Ausnahmen gehört auch *H. Scutellum*, deren Afterwimpern zwischen 7 und 11 wechseln; sie sind äußerst kräftig, sichelförmig gebogen und nehmen von rechts nach links von der dritten oder vierten ab an Länge allmählich ab; sie sind in einem Bogen gereiht, der zu seinem größeren Theile in der linken Körperhälfte liegt, und ihre leistenartigen Basaltheile sind wie die der adoralen Wimperplättchen einem dem adoralen ähnlichen Bande angewachsen.

Das Protoplasma des Körpers ist ganz farblos und schließt eine große Menge verschieden großer fettglänzender Körnchen ein. Zwei ovale Kerne mit Nebenkernen ließen sich ganz deutlich unterscheiden; der eine Kern liegt unterhalb des Mundendes des Peristoms in der linken, der andere etwas unterhalb desselben in der Mittellinie oder mehr in der rechten Hälfte des Körpers.

Die contractile Vacuole liegt am linken Körperrande, etwa in der Mitte des Körpers.

Die Länge des Körpers misst 0,05—0,07, die Breite 0,03—0,04 mm.

Es wäre nun die Frage zu entscheiden, ob unser Infusionsthier mit der von Cohn unter dem Namen *Oxytricha Scutellum* beschriebenen Oxytrichine, mit welcher ich sie für identisch halte, auch wirklich identisch ist? Diese Frage lässt sich mit wünschenswerther Sicherheit darum nicht entscheiden, weil Cohn die Bewimperungsverhältnisse nur sehr mangelhaft erforscht hat; doch die allgemeine Körperform (vgl. Taf. XV Fig. 44 zu Cohn's Abhandlung), die Länge des engen Peristoms, die Größe und Stellung der vorderen adoralen Wimperplättchen, die Vielzahl der Afterwimpern, die fettglänzenden Körperchen, welche das Protoplasma einschließt und welche den Körper oft undurchsichtig erscheinen lassen — dies Alles macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass unser Infusionsthier mit dem von Cohn beobachteten identisch ist. Ein Bedenken gegen diese Auffassung dürften allerdings noch Cohn's folgende Worte bilden: »Der Körper ist im hohen Grade retractil und verändert sich beständig aus dem Oblongen ins Ovale; ja unter Umständen, bei stärkerer Concentration des Seewassers, kann er sich zur unregelmäßig verbogenen Scheibe umgestalten.« Allein wir müssen nicht vergessen, dass der

Digitized by Google

Grad der Contractilität bei einem und demselben Infusionsthier nicht immer derselbe ist; namentlich ist das der Fall bei den Oxytrichinen: so soll nach Cohn die gelbe Farbenvarietät von *H. flavorubra* nicht contractil sein, während die von mir untersuchten Exemplare, wie ich oben hervorhob, in bedeutendem Grade contractil waren; ferner erwähnt Stokes (1. 35), dass er die gewöhnlich formbeständige *Stylonychia pustulata* mehrmals in Massen von Exemplaren beobachtete, die unter augenscheinlich ganz normalen Verhältnissen deutliche Formveränderlichkeit zeigten. Dem zufolge dürfte der Grad der Contractilität, welche, nach Cohn's eben citirten Worten, auch bei seinen Exemplaren je nach der Concentration des Seewassers schwankte, kaum zur Trennung der neapolitanischen *Holosticha* von der von Cohn beobachteten drängen.

Es sei hier noch erwähnt, dass A. Gruber auch *H. Scutellum* zu jenen Infusorien rechnet, bei denen die Kernsubstanz in sehr zahlreichen Stücken durch den Körper vertheilt ist (3. 142) und bei welchen die lose zerstreuten Chromatinkugeln nur bei der Theilung zu einem Klumpen zusammenfließen. Dem gegenüber kann ich nur so viel bemerken, dass ich die beiden Kerne in abgematteten Exemplaren, selbst ohne Anwendung von Reagentien, mit vollkommener Deutlichkeit unterscheiden konnte.

Oxytricha saltans Cohn sp.

(Taf. 23 Fig. 1—7.)

Actinotricha saltans, Cohn, 2. 283.
» » S. Kent, 790.
Oxytricha saltans, van Rees, 16.

Zu den neuen Infusorien, welche Cohn aus seinem Seeaquarium beschrieb, gehört auch *Actinotricha saltans*, eine interessante Oxytrichine, von welcher ihr Entdecker im Großen und Ganzen ein ganz charakteristisches Bild entwarf, welche er aber auf die Details ihrer Organisation nicht näher untersuchte. — Ich traf *A. saltans*, welche von van Rees bereits 1877 in Neapel und später auch an den niederländischen Küsten beobachtet wurde, zwischen verschiedenen frischen, aber noch mehr zwischen verwesenden Algen recht häufig und kann zur Kenntnis ihrer Organisation Einiges beitragen.

Ich kenne kein Infusionsthier, welches mich durch den hohen Grad der Elasticität seines Körpers so überrascht hätte, wie *O. saltans*. Wenn sie auf ihren langen, griffelartigen Bauchwimpern wie auf lan-

Digitized by Google

gen Füßen ruhig und steif dasteht (Fig. 7), einem Algenfaden entlang läuft oder gleich einer *Hydrometra* in langen Sätzen umherschießt, möchte man ihren Körper wie den eines *Euplotes* für ganz steif halten; rennt sie aber an irgend einen harten Körper an oder zwängt sie sich zwischen fremde Gegenstände ein, da gewahrt man, dass sich ihr scheinbar ganz steifer Körper eindrückt und einschnürt, um, nachdem der Druck des fremden Gegenstandes aufgehört hat, wie ein Kautschukball die frühere Form wieder anzunehmen. Auch kann sie sich in der Richtung der Längsachse etwas contrahiren und strecken und auf diese Weise ihre Form zwischen gewissen, nicht eben bedeutenden Grenzen allmählich wechseln.

Die Körperform von *O. saltans* ist oblong- oder linear-elliptisch mit mehr oder minder gewölbtem Rücken und planer Bauchfläche. Vom rechten Körperrande senkt sich etwa in der Hälfte des Körpers eine Falte auf die Bauchfläche, welche in schräger Richtung in die Nähe des hinteren Peristomendes führt. Diese Falte bildet die hintere Randlinie einer etwas vertieften Fläche, welche sich vom Stirnfelde (dem Schnabel Cohn's) auf den Rücken wendet und sich hier allmählich verliert.

Die Länge des Körpers beträgt 0,05—0,10, die Breite 0,03—0,04 mm.

Das Peristom ist auffallend kurz, es erstreckt sich kaum auf ein Fünftel der ganzen Körperlänge; es ist, wenigstens wenn keine Nahrungsaufnahme stattfindet, durch das darauf gestülpte Stirnfeld bis auf die schmale undulirende Membran und das adorale Band eng verschlossen. Sehr charakteristisch sind die adoralen Wimperplättchen, deren Zahl Cohn in seiner Zeichnung (vgl. Taf. XV Fig. 24 zu Cohn's Abhandlung) auf 16 angiebt — ich zählte deren stets nur 12. Diese adoralen Wimperplättchen nehmen an Länge vom hintersten (d. h. nächst dem Munde gelegenen) bis zum 7.—8. zu, während die 4—5 äußersten ziemlich gleich lang sind. Sämmtliche Wimperplättchen — auch die fünf vorderen, die Cohn gerade ausstrahlen lässt — sind im Ruhezustande sichelförmig nach links gebogen; die 5—6 äußerst kräftigen vorderen Wimperplättchen strahlen vom vorderen Ende des Körpers radienartig aus und erinnern, wie sich Cohn ausdrückt, an ein Diadem. Von den Insertionen der vorderen großen Wimperplättchen entspringen auf der Rückenseite des vorderen Körperendes — ähnlich wie auf der Bauchfläche von den Afterwimpern vieler Oxytrichinen und Euplotinen — gewulstete leistenartige Erhebungen, welche sich mit den durchschimmernden Ansatzleisten am adoralen Bande der ventral gelegenen

Digitized by Google

Wimperplättchen wirbelartig scheinbar in einen Punkt vereinigen (Fig. 2); diese Wülste lassen das vordere Körperende zierlich gelappt erscheinen und ihre Durchschnittsbilder täuschen jene stärker lichtbrechenden Höckerchen vor, welche bei gewissen Stellungen an den Insertionspunkten der vorderen adoralen Wimperplättchen erscheinen und auch von VAN REES erwähnt werden. Am vorderen Körperende lässt sich keine eigentliche Wimperrinne und mithin auch kein ventraler (Oberlippe) und dorsaler Saum unterscheiden; en profil erscheint das vordere abgeflachte Körperende einfach wie abgestutzt (Fig. 7). Bei keiner anderen mir bekannten Oxytrichine lässt sich die von STERKI entdeckte Form der adoralen Wimpern so deutlich und leicht erkennen, wie eben bei der *A. saltans*; namentlich sind es die von COHN als Griffel bezeichneten starken, vorderen Wimpern, deren lamellenartige Abflachung sofort ins Auge fallen muss. Diese kräftigen Wimperplättchen oder Membranellen sehen etwas sichelförmig gekrümmten, flachen Messerklingen ähnlich (Fig. 3), deren convexer Rand wie der Rücken der Messerklinge stumpf ist, der concave hingegen sich zu einer feinen Schneide zuschärft. Die Schneide der Wimperplättchen ist gegen die Spitze zu auch im ganz normalen Zustande fein ausgefasert und oft lassen sich feinste Fibrillen von diesen Faserspitzen aus mehr oder minder deutlich durch die ganze Länge der Wimperplättchen verfolgen; diese fein faserige, wie aus zarten langen Haaren zusammengefügte Structur ist übrigens, wie bekannt, allen stärkeren Wimpergebilden, den Borsten, Haken, Griffeln, der Oxytrichinen eigen. Was das fächerartige Ausbreiten und Zusammenlegen der Wimperplättchen betrifft, welches von STERKI (1. 44) und auch von KOWALEWSKY (236) den adoralen Wimperplättchen der Oxytrichinen eigen sein soll, so kann ich mich VAN REES, der diese Fähigkeit in Abrede stellt (25), mit aller Entschiedenheit anschließen.

Die Bewimperung der Bauchseite wird von COHN mit folgenden Worten beschrieben: »Die Bauchseite zeigt zu beiden Seiten eine mittlere Linie, in ihrem hinteren Felde zwei Reihen starker Griffel, welche nach hinten länger werden und über den Seitenrand hinausragen; eine Reihe feiner Randwimpern umsäumt den Seitenrand; drei Schwanzgriffel am hinteren Rand wurden, jedoch nicht völlig sicher, unterschieden. Sehr kräftig entwickelt dagegen ist das Büschel der Aftergriffel auf der Bauchseite, nicht weit vom hinteren Rande und über diesen hinausragend; sie liegen parallel neben einander, sechs bis acht an der Zahl, und spalten sich zum Theil in feine Fäserchen.« Nach meinen Untersuchungen entspricht die Bewimperung von *A. saltans* (Fig. 1)

Digitized by Google

genau der der Gattung *Oxytricha* (s. strict. Wrzén.), was wohl auch VAN REES veranlassen mochte, *A. saltans* der Gattung *Oxytricha* einzuverleiben. Die linke Reihe der Randwimpern beginnt, wie gewöhnlich, auf der Bauchseite neben dem hinteren Ende des Peristoms, erreicht nach rückwärts allmählich den Körperrand und geht am hinteren Körperende in die linke Reihe der Randwimpern über, welche letztere gegen die Mitte des Körpers, dort, wo die oben erwähnte Rückenfalte auf die Bauchseite überbiegt, ganz aufhört. Die Wimpern der beiden Bauchwimperreihen sind nur wenig an der Zahl, in der rechten Reihe drei, in der linken fünf, und stehen ziemlich entfernt von einander; die letzte der Bauchwimpern beider Reihen ist in der Ruhe stets nach vorn und schräg nach links gerichtet. Sämmtliche Rand- und Bauchwimpern sind außerordentlich lange und kräftige, zugespitzte Griffel, auf welche die Benennung von »Wimpern« jedenfalls sehr schlecht passt. Knapp hinter den letzten Bauchwimpern stehen die fünf langen griffelförmigen Afterwimpern, welche eigentlich zwei in entgegengesetzter Richtung eingepflanzte ungleiche Gruppen bilden. Die Gruppe der linken Körperhälfte ist mehr nach vorn eingepflanzt und besteht aus drei Griffeln, welche eine schräg nach rechts absteigende Reihe bilden, während die zwei Griffel der rechten Körperhälfte mehr nach hinten gerückt sind, eine der Mittellinie genäherte Gruppe bilden und in einer schräg nach links absteigenden Richtung eingepflanzt sind. Mit dieser Einpflanzungsweise der fünf Afterwimpern steht einerseits die verschiedene Richtung der Griffel der zwei Gruppen selbst, so wie die verschiedene Länge der vorragenden Theilstücke der ziemlich gleich langen Griffel im Zusammenhang. Diese Art der Gruppirung der Afterwimpern ist aber nicht etwa nur für *O. saltans*, sondern überhaupt für alle Oxytrichinen mit fünf Afterwimpern charakteristisch und tritt in extremster Entwicklung bei der Gattung *Pleurotricha* auf, bei welcher die beiden Gruppen weit von einander gerückt sind. Die Aftergriffel sind stielrund, an ihrer Basis nur wenig verdickt, gegen die Spitze abgeflacht und meist zerfasert (Fig. 4, 5). Die Bewimperungsverhältnisse des sehr kleinen Stirnfeldes konnte ich nicht zur Genüge erforschen und ich habe in der Figur 1, welche die Bewimperung darstellt, zwei Stirnwimpern angegeben; ich muss jedoch erwähnen, dass mir eine Skizze vorliegt, auf welcher auf dem Stirnfelde fünf stark lichtbrechende Höcker angegeben sind, welche genau jenen Stellen entsprechen, auf welchen die von STERKI mit den Nummern 1—5 bezeichneten Stirnwimpern eingepflanzt sind und die höchst wahrscheinlich den im mikroskopischen Präparate in äußerster Verkürzung ge-

Digitized by Google

sehenen Stirnwimpern entsprechen; auch dürften die in Profilansicht am vorderen Körperende sichtbaren langen Griffel den Stirnwimpern entsprechen. Erst in der Profilansicht (Fig. 7) macht sich die ganze Länge der Stirn- (?), After- und Bauchwimpern geltend: man sieht das Thier wie auf schlanken Füßen stehen, von welchen namentlich die fünf Afterwimpern mit ihrer knieförmigen Biegung und ihren nach vorn umgeknickten, zerfaserten, tarsusartigen Enden Käferfüßen frappant ähnlich sehen. Die von COHN erwähnten feinen Randwimpern umsäumen nicht bloß den Seitenrand des Körpers, sondern sind, wahrscheinlich in Längsreihen geordnet, über den ganzen Rücken verbreitet (Fig. 7). Eigentliche Wimperhaare sind sie gewiss nicht, sondern sehr feine steife Borsten, die, wie STERKI, der sie »Dorsalwimpern« nennt (1. 48), gezeigt hat, sehr vielen, wenn auch nicht allen Oxytrichinen zukommen und, wenigstens auf dem Rücken, von anderen Forschern übersehen wurden. Diesen feinen, steifen Borsten homologe Gebilde sind die sogenannten Sprunghaare der Halterien, die langen steifen Borsten am Rüssel der Stichotrichen und die feinen Borsten zwischen den Cilien vieler holo- und heterotricher Infusorien, welche wir bei dem oben beschriebenen *Stephanopogon* erwähnt haben.

Das Protoplasma ist farblos, hyalin; es geht allmählich in die resistentere Rindenschicht über und enthält außer den verschluckten Nahrungsbrocken eine Menge kleinerer oder größerer, runder, fettglänzender Kügelchen, welche namentlich an beiden Enden und an den Rändern des Körpers angesammelt sind und das deutliche Erkennen des Wimpersystems sehr erschweren. An den beiden Körperenden befindet sich, wie bei *Oxytricha pellionella* und *O. oculata* (MERESCHKOWSKY 1), je eine größere fettglänzende Kugel, oft von einem hellen Hof umgeben; von diesen Kugeln, welche auch von COHN erwähnt werden, aber nicht immer vorhanden sind, ist die vordere mehr ventral, die hintere dorsal gelegen (Fig. 7).

Von den zwei ovalen Kernen, mit je einem Nebenkern, befindet sich der vordere in der linken Körperhälfte, knapp hinter dem Peristomwinkel, der hintere entweder in derselben oder in der rechten Körperhälfte (Fig. 1, 2).

Die contractile Vacuole liegt etwa gegen die Mitte des Körpers in der Nähe des linken Randes; auffallend ist es, dass nach der Systole bis zur nächsten Diastole eine ungewöhnlich lange Zwischenpause folgt, in Folge dessen erscheint das Thier längere Zeit hindurch ganz ohne Vacuole.

Theilungszustände (Fig. 6) traf ich einige Male an, konnte

Digitized by Google

aber den ganzen Verlauf des Theilungsprocesses nicht verfolgen, und ich beschränke mich einfach darauf, zu erwähnen, dass sich bei der Theilung sowohl an dem Kern, als auch an dem Nebenkern eine streifige Differenzirung sehr deutlich wahrnehmen lässt.

Was die systematische Stellung unseres Infusionsthieres innerhalb der natürlichen Familie der Oxytrichinen anlangt, so unterliegt es gewiss keinem Zweifel, dass in erster Reihe und vor Allem die Bewimperungsverhältnisse maßgebend sind. COHN gründete seine neue Gattung eben auch auf die von der der bekannten Oxytrichinen, seiner Ansicht nach, verschiedene Art der Bewimperung. Die schnabelartige Lippe trägt nach genanntem Forscher (2. 299) fünf breite und lange, im Alter häufig unbewegte und aus einander gespreizte Griffel, die er nicht zu dem Peristom rechnet, welches am inneren Rand mit langen hakenförmigen Wimpern besetzt ist. Einen ferneren Charakter der COHN'schen Gattung bilden die ventralen Borsten, welche zwei Reihen bilden. Was nun die fünf langen aus einander gespreizten Griffel betrifft, so sind sie für *O. saltans* vermöge ihrer auffallenden Länge zwar sehr charakteristisch, können aber durchaus nicht als Gattungscharaktere gelten, da sie doch nichts Anderes sind, als die fünf vordersten adoralen Membranellen. Aber auch die ventrale Bewimperung bietet durchaus nichts Specielles, wodurch sich die Aufstellung einer neuen Gattung motiviren ließe. Die ventrale Fläche trägt nämlich nicht bloß zwei Wimperreihen, wie dies von COHN angegeben wird, sondern, wie wir oben zeigten, deren vier: je eine Reihe von Randwimpern auf beiden Körperrändern und zwei Reihen zerstreuter Bauchwimpern, zu welchen noch zur Ergänzung der Bewimperung die fünf langen Afterwimpern und höchst wahrscheinlich eben so viele Stirnwimpern hinzukommen. Kurz, wir finden eine Bewimperung, welche, wie schon erwähnt, genau der zur Gattung *Oxytricha* s. strict. gehörenden Oxytrichine eigen ist und können uns ohne Zögern der Ansicht von VAN REES anschließen und *Actinotricha saltans* der Gattung *Oxytricha* einverleiben. In dieser Gattung aber ist *Oxytricha Pellionella* (vgl. Taf. IV Fig 7 zu STERKI's Abhandlung) mit ihren langen vorderen adoralen Wimperplättchen, der nur bis in die Höhe des Peristoms reichenden rechten Randwimperreihe, den langen, weit über den Körper vorragenden »langborstigen« (STEIN) Afterwimpern, den über den ganzen Rücken verbreiteten feinen, steifen Borsten, so wie auch vermöge ihrer allgemeinen Körperform, der fettglänzenden Einschlüsse ihres Protoplasmaleibes und der zwei fettglänzenden Kugeln an beiden Körperenden, ohne Zweifel als nächste Verwandte der *O. saltans* zu betrachten.

Digitized by Google

Uroleptus Zignis[1] n. sp.

(Taf. 23 Fig. 14—16.)

Oxytricha caudata (pro parte), Ehrenberg, 365 (?).
» » Eichwald, 3. 126 (?).

Im großen Infusorienwerke erwähnt Ehrenberg, dass sich eine seiner bei Berlin entdeckten *Oxytricha caudata* ähnliche, aber viel kleinere Form auch im Ostseewasser, das er aus Wismar mit nach Berlin brachte, vorfand, von Eichwald aber wird bestätigt, dass *Oxytricha caudata* auch im Seewasser (bei Reval) vorkommt. Das sind, so weit ich die einschlägige Litteratur kenne, die einzigen spärlichen Daten über marine Urolepten[2] und es konnte mir nur erwünscht sein, als ich in der Gesellschaft von *Holotricha flavorubra* einen schönen, großen *Uroleptus* ziemlich häufig antraf, welchem der *Uroleptus Piscis* (= *Oxytricha caudata* Ehrbg. und *Uroleptus Piscis* Ehrbg., *Amphisia Piscis* Kowalewsky) zwar sehr nahe steht, sich aber von demselben durch seine Bewimperung doch scharf unterscheidet.

Der Körper des *U. Zignis* ist verlängert spindelförmig, gewöhnlich sanft S-förmig gebogen, in der Mitte bauchig verdickt, nach vorn verschmälert und nach hinten in einen ziemlich langen, schlanken, bald zugespitzten, bald abgestumpften Schwanz ausgezogen. Da der Körper, wie bei *U. Piscis*, sehr contractil ist und von Zeit zu Zeit spastisch zusammenzuckt, ändern sich seine Umrisse zwischen gewissen Grenzen und namentlich kann sich der Schwanz bedeutend verlängern und verkürzen; ganz eingezogen sah ich das Schwänzchen aber nur an solchen Exemplaren, die sich in der Theilung befanden. Der Rücken ist gewölbt, die Bauchseite plan.

Die Körperlänge misst im mäßig gestreckten Zustande etwa 0,30, die größte Breite 0,06 mm.

Bei nicht extrem gestrecktem Körper, wie man *U. Zignis* gewöhnlich antrifft (Fig. 14, 15), erstreckt sich das schmale und vertiefte Peristom ungefähr auf etwas über ein Viertel der Körperlänge. Die adoralen Wimperplättchen (Fig. 16) nehmen gegen den vorderen Theil des Peristoms an Länge bedeutend zu und greifen über den Scheitel

---

[1] *Ζιγνίς*, ein eidechsenartiges Thier bei Aristoteles.

[2] Dass Ehrenberg's *Oxytricha caudata* eine *Uroleptus*-Art ist, dürfte kaum bezweifelt werden.

Digitized by Google

weit nach rechts, um am rechten Rande etwa in der halben Länge des Peristoms zu enden. Der ventrale Saum der adoralen Rinne, die sogenannte Oberlippe, ist wohl entwickelt und als eine hyaline halbmondförmige Lamelle auch bei Bauch- und Rückenlage sichtbar. Der innere Rand des Peristoms umgreift vorn bogenförmig das Peristomfeld und trägt die ziemlich breite, zart quergestreifte undulirende Membran. Der kurze, geschweifte Schlund endet, wie bei allen Oxytrichinen, mit einer Quaste von langen, zarten Haaren und führt die verschluckten Körper, meist Diatomeen, nach rechts und rückwärts.

Die Bewimperung des Körpers besteht aus sechs Wimperreihen, von denen die zwei einander genäherten mittleren den Bauch-, die zwei seitlichen den Randwimpern der übrigen Urolepten entsprechen und genau demselben Verlauf folgen, d. h. die beiden Reihen von Bauchwimpern, so wie die rechte Reihe der Randwimpern setzen sich nach vorn in convergirenden Reihen auf das Stirnfeld fort, während die linke Reihe der Randwimpern vorn bis zur Höhe des Peristomwinkels reicht. Zwischen den Rand- und Bauchwimperreihen ist aber noch je eine überzählige Reihe von Wimpern eingeschaltet, welche dem Verlauf der entsprechenden Reihe von Randwimpern folgt: es hat den Anschein, als ob beide Randwimperreihen in doppelter Zahl vorhanden wären. Sämmtliche Wimperreihen convergiren gegen hinten, scheinen sich aber als gesonderte Reihen auch auf den Schwanz fortzusetzen. Die vier inneren Reihen tragen in ihrem ganzen Verlaufe gleich lange, ziemlich kräftige Borsten, während sich die Randborsten nach rückwärts allmählich verlängern. Besondere Afterwimpern, wie sie von Stokki (1. 47) und Kowalewsky für *Uroleptus Piscis* angegeben werden, und welche schon in den Abbildungen Ehrenberg's angedeutet sind, vermochte ich nicht zu unterscheiden; hingegen sind die drei hakenförmigen Stirnwimpern eben so kräftig, wie bei *U. Piscis* ausgebildet.

Das Protoplasma hat stets einen schmutzig bräunlichen Anflug, ferner enthält es oft unregelmäßig zerstreute und geformte blutrothe oder braune Flecke von verschiedener Größe. An der Spitze der Stirn fehlt der rothe Fleck fast nie und ist von einem Hof stark lichtbrechender, im durchfallenden Lichte schwarz erscheinender Körnchen umgeben. Eben solche Körnchen bilden den ganzen Körper entlang, wie bei *Urostyla grandis* und *U. Weissei*, regelmäßige Streifen, welche mit hellen Plasmastreifen abwechseln und am Ende des Schwanzes wieder massenhaft angehäuft sind (Fig. 15); die letztere Anhäufung von dunkel contourirten Körnchen wird von Stein auch für *U. Piscis* erwähnt (3. 179).

Digitized by Google

Die beiden großen ovalen Kerne liegen hinter einander in der linken Körperhälfte.

Die contractile Vacuole ist tiefer, als bei *U. Piscis*, etwa in der Mitte des Körpers in der Nähe des linken Körperrandes gelegen. Einen zuführenden vorderen und hinteren Canal, welcher, wie dies Stein für *Stylonychia Mytilus* (3. 89), Wrzesniowski für *Uroleptus Piscis* schildert, aus dem Zusammenfließen einzelner Tröpfchen entsteht, konnte ich sehr deutlich wahrnehmen (Fig. 15).

Wie aus der gegebenen Beschreibung ersichtlich, stimmt *U. Zignis* seiner Organisation nach mit *U. Piscis* bis auf das Fehlen der Afterwimpern und bis auf die zwei eingeschalteten, überzähligen Randwimperreihen genau überein; was aber die Zahl der ventralen Wimperreihen anlangt, so unterscheidet er sich auf eine sehr auffallende Weise von den übrigen Urolepten, denen nach Stein stets zwei Bauch- und zwei Randwimperreihen zukommen, und vermittelt gewissermaßen einen Übergang von den Urolepten zu den Urostylen, und wenn ich ihn trotz seiner überzähligen Wimperreihen von den Urolepten dennoch nicht trenne, so sind mir erstens die übrigen Organisationsverhältnisse maßgebend, zweitens aber der Umstand, dass es mir durchaus nicht endgültig bewiesen zu sein scheint, dass den Urolepten ausnahmslos zwei Bauch- und zwei Randwimperreihen zukommen: so erwähnen Claparède und Lachmann von der auf die Bewimperungsverhältnisse sehr eingehend studirten und sorgfältig gezeichneten *Oxytricha caudata* ausdrücklich, dass sie zwischen der linken Bauch- und Randwimperreihe noch eine mitten inne gelegene Reihe von Wimpern besitzt (1. 146); ferner besitzt nach denselben Forschern (1. 144) *Oxytricha gibba*, welche mit der von Stein unter demselben Namen beschriebenen Oxytrichine gewiss nicht identisch ist, sondern, wie es auch Stein hervorhebt (3. 178), dem *Uroleptus Musculus* nahe steht, im Ganzen sechs Wimperreihen, welche genau mit denen unseres *U. Zignis* übereinstimmen. — Im Übrigen dürfte es hier am Platze sein, daran zu erinnern, dass die dem Anschein nach ganz wohl begründeten Gattungen *Stylonychia*, *Oxytricha*, *Holosticha*, *Uroleptus* und *Urostyla* so unbemerkt in einander übergehen, dass es im gegebenen Fall oft die größte Schwierigkeit verursacht, das Genus, welchem das betreffende Infusionsthier einverleibt werden soll, mit irgend einer Bestimmtheit anzugeben.

Digitized by Google

Urostyla gracilis n. sp.

a) var. *pallida*.
(Taf. 23 Fig. 8—10.)

b) var. *sanguinea*.
(Taf. 23 Fig. 11—12.)

In einem Gefäß, welches verschiedene, zum Theil in Fäulnis übergegangene Seealgen enthielt, entwickelten sich in Gesellschaft der ziegelrothen Farbenvarietät von *Holosticha flavorubra*, *Oxytricha saltans*, *Uroleptus Zignis*, *Strombidium sulcatum*, *Condylostoma patens*, *Trachelocerca Phoenicopterus*, *Acineta foetida* und des zierlichen, munteren Flagellaten *Oxyrrhis marina* Duj. (= *Glyphidium marinum* Fres.) ganze Scharen einer kleinen und im Vergleich zu den bis jetzt bekannten Urostylen auffallend schlanken *Urostyla*, und zwar in zwei Farbenvarietäten, deren eine in verschiedenen Nuancen diffus blass kupferroth oder bräunlich rosenfarben (var. *pallida*), die andere hingegen (var. *sanguinea*) prachtvoll dunkel purpurviolett oder violettpurpur, wie mit Hämatoxylin gefärbt war. Die blasse Varietät bildete die überwiegende Mehrzahl, während ich die purpurne Varietät nur in einzelnen Exemplaren antraf; ferner sei noch erwähnt, dass sich die purpurnen Exemplare stets zwischen Algen, namentlich den rothen Ceramien, aufhielten, während sich die blassen im kleinen Aquarium überall zerstreut vorfanden. Die verschiedene Färbung und die Verschiedenheit des Aufenthaltes, so wie die gewöhnlich, aber durchaus nicht constant bedeutendere Größe und lebhaftere Contractilität der purpurnen ausgenommen, konnte ich keine Verschiedenheiten constatiren, durch welche sich die specifische Trennung der beiden Farbenvarietäten motiviren ließe.

Der Körper ist biegsam und contractil und zwar bei der purpurnen Varietät mehr, als bei der blassen; doch besitzt er nicht die hochgradige Metabolie der *Urostyla grandis* und *U. Weissei*, sondern stimmt mehr mit *U. viridis* überein. Seine Form ist länglich elliptisch oder fast spindelförmig (Fig. 9, 12), in der Mitte am breitesten, nach den beiden Enden, und zwar nach hinten zu stärker, verschmälert. Der Rücken ist, besonders in der mittleren Region, gewölbt, die Bauchseite abgeflacht.

Die Körperlänge schwankt zwischen 0,12—0,20, bei einer Breite von 0,03—0,04 mm, wobei zu bemerken, dass die purpurne Varietät gewöhnlich größer ist, als die blasse.

Digitized by Google

Das Peristom erreicht etwa den vierten Theil des gestreckten Körpers. Die adoralen Wimperplättchen greifen rechterseits bis auf die halbe Länge des Peristoms hinüber. Der innere Rand des Peristoms rollt sich vorn nach links und einwärts. Der vordere Rand der Stirn bildet einen fein gelappten scharfen Saum, welcher die Oberlippe mehr oder minder verdeckt, so dass dieselbe in der Rücken- und Bauchansicht kaum zu sehen ist.

Auf der Bauchfläche verlaufen, wie bei *Urostyla grandis* und *viridis*, ziemlich dicht stehende Wimperreihen, deren ich 9—10 gezählt habe und von welchen stets um eine mehr auf die rechte, um eine weniger auf die linke Bauchhälfte fallen; unterhalb der Spitze des Peristomwinkels konnte ich öfter einen etwas breiteren wimperlosen Zwischenstreifen unterscheiden. Alle Wimperreihen tragen dicht stehende feine Borsten und die Randwimpern unterscheiden sich nicht merklich von den übrigen. Die Wimperreihen der rechten Bauchhälfte convergiren vorn auf der Stirn und vereinigen sich in einen Wirbel, während die Wimperreihen der linken Bauchhälfte, gleich der linken Randwimperreihe, von dem äußeren Rande des adoralen Bandes entspringen. Oft gewahrte ich an spindelförmig gestreckten Exemplaren, dass sich die rechte Randwimperreihe vorn, die linke, ja sogar auch noch die nächstfolgende aber in der hinteren Körperhälfte auf den Rücken hinüber windet (Fig. 9, 10), was aber durchaus nicht immer stattfindet und zweifellos durch die stärkere Drehung des Körpers um seine Längsachse verursacht wird. Besondere Stirnwimpern konnte ich nicht unterscheiden; Afterwimpern sind hingegen fünf an der Zahl vorhanden; sie sind, wie bei *U. viridis*, borstenförmige Griffel, die aber das hintere Ende des Körpers überragen und oft, den Afterwimpern von *Oxytricha Pellionella* ähnlich, hakenförmig bauchwärts gebogen sind (Fig. 9).

Das Protoplasma des Körpers ist, wie bei allen anderen Urostylen, zäh und neigt nicht zum Zerfließen. Das Entoplasma ist grobkörnig, das Ectoplasma enthält, wie bei vielen anderen Oxytrichinen (*Holosticha*, *Uroleptus*, *Urostyla*), jedoch viel dichter stehende und schmälere Streifen (Fig. 9, 12), welche abwechselnd aus einer feinkörnigen und einer körnchenlosen Substanz bestehen; die letzteren dürften wohl, wie es auch Stekki thut (l. 31), als Myophanstreifen aufgefasst werden.

Die beiden ovalen Kerne mit ihren Nebenkernen stimmen genau mit denen der meisten Oxytrichinen überein; sie liegen beide in der linken Körperhälfte und zwar der vordere knapp am hinteren Theile

Digitized by Google

des adoralen Bandes, der andere gegen die Mitte des Körpers, dem linken Körperrande genähert.

Die contractile Vacuole liegt, wie bei allen Oxytrichinen, am linken Körperrande, in der Nähe der Mitte des Körpers.

Die einzige zweifelhafte Angabe von EICHWALD ausgenommen — auf die ich noch zurückkommen werde — sind bis jetzt Urostylen nur aus Süßwässern bekannt. Unter den vier Arten: *U. grandis* Ehrbg., *U. Weissei* Stein, *U. flavicans* Wrześn. und *U. viridis* Stein[1] steht aber die letztgenannte unserer Art nicht nur am nächsten, sondern überhaupt sehr nahe und unterscheidet sich von ihr, die etwas plumpere Form ausgenommen — die ich an Exemplaren der Umgebung von Klausenburg der von *Paramecium Bursaria* zum Verwechseln ähnlich fand — nur durch das engere Peristom, die dichter stehenden Wimperreihen, die drei wohl entwickelten hakenförmigen Stirnwimpern und durch das Nichtvorragen der fünf Afterwimpern. Die symbiotischen Pseudochlorophyllkörperchen, die den Körper von *U. viridis* erfüllen, und die diffuse blassröthliche oder purpurne Färbung, die aller Wahrscheinlichkeit nach von zersetztem Chlorophyll der aufgenommenen vegetabilischen Nahrung (Diatomeen, Oscillarien und gequollene Fetzen verschiedener Algen, namentlich Ceramien) herrührt, verdienen bei der Entscheidung der Art, meiner Auffassung nach, keine Berücksichtigung. — Außer der *U. viridis*, welche der *U. gracilis* sehr nahe steht, dürfte hier noch ein Infusionsthier, welches die purpurne Farbenvarietät von *U. gracilis* in Erinnerung bringt, berücksichtigt werden. Es ist dies die *Leucophrys sanguinea*, welche EHRENBERG 1832 im Berliner Thiergarten entdeckte und in zahlreichen Exemplaren untersuchte, später aber nicht wiederfand (312). Dass diese *Leucophrys sanguinea* eigentlich eine *Urostyla*-Art ist, darauf wurde von STEIN gewiss mit Recht hingewiesen (3. 327): schon nach den von EHRENBERG gegebenen Abbildungen kann dies mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden, zur fast unbezweifelbaren Sicherheit wird es aber durch STEIN's folgende Worte erhoben: »Ich selbst habe im Spätherbst 1860 in einer lange Zeit auf dem Zimmer gestandenen Sammlung von halbverfaulten Wasserlinsen, zwischen gewöhnlichen Formen von *Urostyla grandis*, eine ziemliche Anzahl von mehr oder weniger intensiv weinroth gefärbten Individuen angetroffen, die sonst ganz mit den gewöhnlichen, theils farblosen, theils schmutziggelben Formen übereinstimmten« (l. c.).

[1] STERKI kennt außer diesen noch fünf neue Arten aus der Schweiz (1. 31), deren Beschreibung er aber bis jetzt schuldig blieb.

Digitized by Google

Diese Thatsache, ferner der Umstand, dass die Körperumrisse so wie das Peristom von *Leucophrys sanguinea* auf EHRENBERG's Abbildungen (EHRENBERG's Taf. XXXII Fig. III) genau mit denen der kleineren Exemplare der *Urostyla grandis* (EHRENBERG's Taf. XLI Fig. VIII) übereinstimmen, und endlich die Bemerkung EHRENBERG's, dass er bei *L. sanguinea* in der Halbansicht (d. h. auf der Bauchfläche) 13—19 Längsreihen von Wimpern zählen konnte, was auf *U. grandis* ganz gut, auf unsere Art aber durchaus nicht passt, machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die *Leucophrys sanguinea* in der That mit *U. grandis*, aber nicht mit unserer *U. gracilis* identisch ist. Außer von EHRENBERG wird *Leucophrys sanguinea* auch von EICHWALD erwähnt (4. 127), welcher dieselbe sowohl im Süß-, als auch im Seewasser von Hapsal antraf. Nach der sehr mangelhaften Beschreibung und Abbildung, die EICHWALD von diesem Infusionsthier entwirft, welches er in der Erklärung der Figuren als »*Leucophrys sanguinea* var.« bezeichnet, scheint mir so viel unbezweifelbar, dass es eine Oxytrichine ist, welche sich von EHRENBERG's *Leucophrys sanguinea* durch schlankere Körperform, meist zugespitztes Schwanzende und nur etwa 8—11 Wimperreihen, also gerade durch solche Details unterscheidet, welche ganz gut auf unsere *U. gracilis* passen, wonach es mir recht wahrscheinlich zu sein scheint, dass die »*Leucophrys sanguinea* var.« von Hapsal mit der purpurnen Farbenvarietät der neapolitanischen *Urostyla gracilis* identisch ist.

Urostyla Concha n. sp.

(Taf. 23 Fig. 13.)

Diese *Urostyla* fand ich in einzelnen Exemplaren zwischen den dichten Rasen von Diatomeen und zwar stets in Gesellschaft von *Onychodactylus Acrobates* und der gelben Varietät von *Holosticha flavorubra*, mit deren verkürzten Exemplaren sie sehr leicht verwechselt werden könnte.

Der Körper ist fast ganz starr, elliptisch, nach rückwärts etwas verschmälert, etwa 0,17 mm lang und 0,07 mm breit. Der Rücken ist gewölbt, die Bauchseite muschelähnlich concav, mit wulstigem rechten Rande.

Das enge Peristom erstreckt sich etwa auf ein Drittel der Körperlänge; die adoralen Wimperplättchen bilden vorn einen ziemlich weit nach rechts hinüber greifenden Spiralbogen; der innere Rand des Peristoms und die undulirende Membran drehen sich in einem Bogen

Digitized by Google

nach links. Die sichelförmige Oberlippe ist auch in der Bauch- und Rückenlage des Thieres sichtbar.

Die Bewimperung des Körpers besteht aus acht ventralen Reihen borstenartiger Wimpern und 7—8 borstenartigen Afterwimpern, welche das hintere Körperende überragen und den Eindruck machen, als ob sie einfach nur die verlängerten letzten Wimpern der ventralen Reihen wären; besondere Stirnwimpern sind nicht vorhanden. Von den acht ventralen Wimperreihen verlaufen sechs auf der rechten Bauchhälfte und convergiren, auf dem vorderen Theil des Stirnfeldes nach links gebogen, gegen den vorderen linken Winkel der Stirn. Unterhalb der Mitte des Stirnfeldes nehmen sämmtliche sechs Wimperreihen eine etwas schräg nach links laufende Richtung und convergiren gegen das hintere Körperende. Die rechte Randwimperreihe ist durch den wulstig gedunsenen Körperrand stark auf die ventrale Fläche gedrängt. Die beiden linksseitigen Wimperreihen verlaufen in einem nach links convexen und nach hinten convergirenden Bogen und sind von der innersten Wimperreihe der rechten Bauchhälfte durch eine wimperlose Zone getrennt, welche etwa der Breite zweier Wimperreihen entspricht.

Das körnige Protoplasma ist, wie bei der gelben Varietät von *Holosticha flavorubra*, strohgelb.

Von den beiden Kernen liegt der eine links, hart am Peristomwinkel, der andere etwas tiefer in der rechten Körperhälfte.

Die contractile Vacuole ist gegen die Mitte des Körpers am linken Körperrande gelegen.

Urostyla Concha sieht, wie schon erwähnt, einer contrahirten *Oxytricha flava* sehr ähnlich: sie ist so zu sagen eine starre, kurzleibige und abgeflacht ausgehöhlte *Oxytricha flava* mit verdoppelten Wimperreihen.

Stichotricha Inquilinus n. sp.

(Taf. 24 Fig. 22.)

In Gesellschaft von Tintinnoden, Radiolarien, Peridineen und kleinen Larven pelagischer Thiere traf ich wiederholt eprouvettenähnliche leere Röhren, welche ich um so mehr für Hülsen einer Tintinnode zu halten mich berechtigt glaubte, als sie mit den Hülsen von *Tintinnus Steenstrupii* Clap. et Lachm. (1. 200, Pl. VIII Fig. 5) die größte Ähnlichkeit zeigten. Ein einziges Mal fand ich eine Hülse bewohnt und zwar zu meinem nicht geringen Erstaunen durchaus nicht von einer Tintinnode, sondern von einem Infusionsthier, dessen Organisation ich

Digitized by Google

leider nur sehr ungenügend studiren konnte, in dem ich aber doch mit Sicherheit eine Stichotriche erkannte. Die ganz farblose, hyaline und structurlose Hülse ist langgestreckt eprouvettenförmig, nach vorn allmählich etwas verengt, dann aber zu einem Kragen erweitert, innerhalb dessen ein zweiter kurzer Kragen steckt; die Wand des äußeren Kragens ist bedeutend verdickt, die des inneren, wie der ganze übrige Theil der Hülse zartwandig. Etwa bis zum hinteren Viertel erweitert sich die Hülse etwas, um von hier aus sich keilförmig zuzuspitzen, dann aber abgestutzt zu enden. Vom hinteren Ende bis etwa zum hinteren Viertel erstrecken sich acht symmetrisch vertheilte Längsfurchen.

Die Länge der Hülse misst 0,16, die größte Breite 0,015, der Durchmesser der Mündung 0,036 mm.

Das einzige Exemplar des langgestreckten Thieres, welches ich zu sehen Gelegenheit hatte, kroch in seiner Hülse sehr behende vor- und rückwärts, stülpte oft seine hintere Hälfte um, streckte seinen rüsselartigen vorderen Theil oft bis zur Mündung der Hülse, um, ganz nach Art der Stichotrichen, hastig wieder zurückzuschnellen und sich nach rückwärts zu concentriren: weder Absaugen, noch Hinzufügen eines frischen Tropfens konnte es bewegen, den sehr contractilen Rüssel aus der Hülse vorzustrecken und die adoralen Wimpern ganz zu entfalten.

Der äußerst contractile, schnellende Körper von *St. Inquilinus* besteht aus dem eigentlichen Leib, welcher sich nach hinten bald abrundet, bald mehr oder minder zuspitzt, und aus dem nach vorn sich verjüngenden Rüssel. Der letztere trägt an seinem linken Rand eine Reihe von langen und kräftigen adoralen Wimpern, welche sich eigenthümlich nach vorn über einander schlagen; nur auf Augenblicke konnte ich namentlich die vordersten Wimpern sich strecken und steifen sehen, wo sie dann ganz wie die adoralen Wimpern der *Stichotricha secunda* aussehen. Auf der Bauchseite verlaufen schiefe Wimperstreifen, deren Zahl und Anordnung aber ich nicht ermitteln konnte und welche ich in der Abbildung ganz wegließ. Von der ganzen übrigen Organisation konnte ich nur die für die Oxytrichinen charakteristischen zwei ovalen Kerne und die etwa in der Mitte des Körpers am rechten Körperrande befindliche contractile Vacuole sicher erkennen.

Mehrere Arten der Gattung *Stichotricha* — mit welcher, wie dies bereits Stein hervorhebt (4. 149), die Gattung *Stichochaeta* und, wie ich glaube, auch *Chaetospira*, so wie die von S. Kent auf Gruber's *Stichotricha socialis* gegründete Gattung *Schizosiphon* vereinigt werden muss — bewohnen selbstgebaute gallertige Röhren, so namentlich

Digitized by Google

Stichotricha secunda Perty (Stein **3.** 175, **4.** 149; Gruber **2.** 57), *St. socialis* Gruber (**1.** 440), *St. mucicola* Clap. et Lachm. (**1.** 216, wahrscheinlich identisch mit *St. secunda*), andere hingegen dünnhäutige Hülsen: so namentlich *Stichotricha* (*Archimedea*) *remex* Hudson (S. Kent 777), *St.* (*Chaetospira*) *Muelleri* Lachm. (364) — mit welcher Stethill Wright's *Chaetospira marina* (S. Kent 602), so wie auch Gruber's *Stichotricha Urnula* (**2.** 59) identisch sein dürfte — und endlich die von de Fromentel unter dem Namen *Chaetospira mucicola* Clap. et Lachm. beschriebene, von dieser aber sicherlich verschiedene *Stichotricha* (179). Gestützt auf die Thatsache, dass so viele Stichotrichen selbstverfertigte Röhren bewohnen, scheint es sehr wahrscheinlich, dass die Hülse, in welcher ich meine sehr mangelhaft beobachtete, pelagische *Stichotricha* antraf, in der That dem Insassen angehört; dennoch kann ich aber den Verdacht nicht verheimlichen, dass die Hülse möglicherweise doch einer Tintinnode angehört, in welche sich erst nachträglich, nachdem die Tintinnode abgestorben, die *Stichotricha* häuslich niederließ. Die große Ähnlichkeit der Hülse mit der von *Tint. Steenstrupii*, ferner die Beobachtung, die ich öfter an *Stichotricha secunda* machte, dass sie sich gern leerer Arcellen- und Difflugien-Schalen bemächtigt, ferner an einem anderen Infusionsthier, der *Lacrymaria Olor*, die ich als fremden Insassen in leeren *Euglypha*- und *Cyphoderia*-Schalen antraf, verstärken den Verdacht, dass die pelagische *Stichotricha* im wahren Sinne des Wortes ein »*Inquilinus*« ist und, einem Paguriden gleich, ein fremdes Gehäuse bewohnt.

Strombidium sulcatum Clap. et Lachm.

(Taf. 23 Fig. 17—23.)

Strombidium sulcatum, Claparède et Lachmann, **1.** 371.
» » Bütschli, **2.** 671.
» » S. Kent, 633.

Dieses Infusionsthier ist eines der gemeinsten des Golfes. Ich traf es vereinzelt sowohl zwischen verschiedenen Algen, als auch in Gesellschaft von Tintinnoden im pelagischen Auftrieb; am massenhaftesten aber erschien es im abgestandenen Seewasser zwischen faulenden Algen; in einem der größeren Aquarien des Laboratoriums ging mehrere Tage hindurch vom Boden des Aquariums, wo einige verwesende Algen und Spongien lagen, eine wolkenartige, milchige Trübung aus, welche aus dichten Schwärmen von Millionen dieses Infusionsthieres bestand,

Digitized by Google

so dass in einem jeden Tropfen Hunderte und Hunderte von Individuen durch einander wimmelten, die in ihrem ungestümen, hastigen Umherschießen ein ganz eigenartiges wirres Schauspiel darboten.

Der formbeständige Körper von *Strombidium sulcatum* hat, wie der des verwandten *Str. Turbo* und der *Halteria Grandinella*, die charakteristische kugelig-spindelförmige Form, welche bei sehr vielen Infusorien mit drehrundem Körper constant ist, oder bei den metabolischen (z. B. *Stentor*, Vorticellinen) bei der Contraction auftritt. Gegen die Mitte ist er bauchig gedunsen, wobei zu bemerken, dass die stärkste Auftreibung der rechten und linken Körperhälfte, in Folge der Torsion des Körpers um die Längsachse, nicht in dieselbe Höhe fällt; nach vorn ist er verschmälert, nach hinten aber conisch zugespitzt.

Die Länge der gewöhnlichen gedrungenen Exemplare misst etwa 0,03, die Breite 0,02mm, die der schlankeren 0,03, bei einer Breite von 0,011 mm.

Die Grenzschicht der Körperoberfläche lässt sich, wie bei sehr vielen anderen Infusorien, als besondere Cuticula nicht abheben; im Gegentheil verschwindet sie beim Zerfließenlassen, gleich dem »Panzer« der Stylonichien, ganz spurlos; nichtsdestoweniger bildet sie aber unter normalen Verhältnissen eine solide, elastisch gespannte Umhüllung, die den Körper als formbeständig erscheinen lässt.

Vom hinteren Körpertheile von *Str. sulcatum* wird von Claparède und Lachmann erwähnt: »Sa partie postérieure, légèrement conique, présente des côtes longitudinales en forme de bâtonnets rigides, laissant de larges sillons entre elles.« Diese stäbchenförmigen Längsrippen und Furchen verhalten sich nun auf folgende Weise: etwa im hinteren Drittel des Körpers ist eine ringförmige taschenartige Einstülpung, welche mit einem Kranz von sehr großen stäbchenförmigen Trichocysten bespickt ist (Fig. 17, 19, 20). Unter normalen Verhältnissen sah ich nie ausgeschleuderte Fäden von den Trichocysten ausgehen; ließ ich hingegen das Infusionsthier im flach ausgebreiteten und allmählich verdunstenden Tropfen zerfließen, so bemerkte ich auch ohne Anwendung von Reagentien von den Trichocysten, von deren Oberfläche sich ein äußerst feines Häutchen abhob, je einen langen, feinen Faden ausstrahlen (Fig. 21). Die »côtes longitudinales en forme de bâtonnets rigides« von Claparède und Lachmann sind mithin nichts Anderes, als wohl entwickelte Trichocysten, welche auch von dem von Stein in Torfstichen gefundenen *Str. viride* erwähnt werden, bei dieser Süßwasserform aber im ganzen Ectoplasma zerstreut liegen (4. 163). Auch Bütschli erwähnt bei *Str. sulcatum* der Kieler Bucht Trichocysten,

Digitized by Google

welche aber in einem Gürtel die hintere Grenze des vorderen Körperdrittels umziehen, mithin eine ganz andere Lage haben, als die des *Strombidium* der Fjorde von Bergen und der Bucht von Neapel. Übrigens traf ich, die weiter unten noch zu besprechende langgestreckte Form ausgenommen, bei welcher die Trichocysten das ganze Ectoplasma des hinter dem Peristom liegenden Körpertheiles durchsetzen (Fig. 18), auch gewöhnliche gedrungene Exemplare, bei welchen außer dem hinteren Gürtel von Trichocysten einzelne Garben von Stäbchen im übrigen Körper regellos zerstreut lagen (Fig. 19).

Obschon bereits von DUJARDIN mit klarem Blick darauf hingewiesen wurde, dass die *Halteria Grandinella* — die einzige von ihm gekannte Halterine — vermöge der Beschaffenheit und Anordnung ihrer adoralen Wimpern (»cils très-forts rangés obliquement sur tout le contour, qui rapellent bien, par leur disposition, la rangée de cils en moustache des Kérones et des Oxytriques« 415) den Oxytrichinen nächst verwandt und denselben (seinen »Kéroniens«) einzuverleiben sei, wurde der Bau des Peristomes der Halterinen doch von den meisten Forschern verkannt. Nach EHRENBERG, der die *Halteria Grandinella* (seine *Trichodina Grandinella*) mit der *Trichodina Pediculus*, der bekannten Polypenlaus, in dieselbe Gattung und in die Familie der Vorticellinen setzte, soll *Halteria* die Organisation der Vorticellinen besitzen. Nach CLAPARÈDE und LACHMANN, welche die *Halteria Grandinella* mit der neuen Gattung *Strombidium* (deren eine, in süßen Gewässern überall gemeine Species, *Strombidium Turbo*, wohl schon längst gekannt, aber mit der *Halteria Grandinella* verwechselt wurde) als letzte Familie den Ciliaten (*Halterina*) anreihten und in die Nachbarschaft der Colepinen brachten, soll sich der Mund der Halterinen, umgeben von einem Kranz kräftiger Wimpern, am vorderen Körperpol befinden (**1.** 367), wobei zu bemerken ist, dass *Halteria Pulex* allerdings dieses Verhalten zeigt, nur ist dieses Infusionsthier, wie wir oben gezeigt haben, eben keine *Halteria*, sondern ein *Mesodinium*. STEIN hält in der I. Abth. seiner Monographie die DUJARDIN'sche Auffassung für verfehlt, da die *Halteria* einem durchaus anderen Organisationstypus angehört, als die Oxytrichinen (141); in der II. Abth. hingegen wird der Bau des Peristoms von *Halteria* und von *Strombidium* zum ersten Mal genau gegeben, wobei STEIN die Schilderung mit folgenden Worten schließt: »Hiernach verhält sich der Gesammtbau des Peristoms fast genau so, wie bei den Oxytrichinen und Euplotinen« (**4.** 162); trotzdem aber STEIN bei einigen marinen Strombidien (*Str. urceolare* und *acuminatum*) einzelne bauchständige Wimpern entdeckte, konnte er sich doch nicht ent-

Digitized by Google

schließen die Halterinen in dieselbe Ordnung mit den Oxytrichinen zu setzen, sondern ließ sie wegen der kaum bezweifelbaren nahen Verwandtschaft mit den Tintinnoden, welche sich nach STEIN den Vorticellinen anreihen sollen, in der sehr unnatürlichen Gruppe der Peritrichen. Auch von STERKI (1. 15) und von mir (3. 184) wurde die nahe Verwandtschaft der Organisation der Halterinen und Oxytrichinen betont.

In der That ist der Bau des Peristoms der Halterinen und Oxytrichinen so ganz übereinstimmend, dass man die Halterinen einfach als Oxytrichinen betrachten kann, denen die Bauchwimpern meist fehlen: sie verhalten sich zu den Oxytrichinen, wie *Mesodinium* zu den Enchelinen.

Das enge Peristom erstreckt sich etwa auf das vordere Drittel des Körpers. An seinem linken Rand läuft ein ziemlich breites adorales Band, dem die langen adoralen Wimpern mit einem leistenartigen Basaltheil eingepflanzt sind und natürlich keinen geschlossenen Kranz, sondern etwa drei Viertel einer Spiraltour bilden, welche vorn und rechts beginnend sich in einem Bogen nach links, dann aber nach rechts und hinten zum Peristomwinkel windet. Adorale Wimpern sind 16—18 vorhanden; sie nehmen vom Peristomwinkel an Länge etwas zu und sind, wie dies bei *Halteria Grandinella* bereits von STERKI bemerkt wurde, ganz flachgedrückte Wimperplättchen, welche den adoralen Wimperplättchen von *Oxytricha saltans* ganz gleich sehen. Am schärfsten ist dieses Verhalten an zerfließenden Exemplaren sichtbar (Fig. 20), bei welchen sich oft auch die ganze spiralige Windung des adoralen Bandes ganz scharf präsentirt. Eine eigentliche Oberlippe ist nicht vorhanden; der eingerollte rüsselartige Fortsatz, welcher besonders bei Seitenansicht, wenn z. B. das Infusionsthier auf Algenfäden umherläuft (Fig. 19), sichtbar wird, und den STEIN als Oberlippe bezeichnet, entspricht der eigentlichen Oberlippe, das heißt dem ventralen Saum der adoralen Wimperrinne (VAN REES) der Oxytrichinen gewiss nicht, sondern ist der eingerollte und vorgestülpte vordere Theil des Stirnfeldes, welcher sich, wenn auch nicht so ausgesprochen rüsselartig entwickelt, auch bei *Psilotricha acuminata* vorfindet, bei welcher er von STEIN als die etwas einwärts gezogene rechte Ecke der Oberlippe erwähnt wird (3. 181). Der innere Rand des spaltartigen Peristoms trägt, wie bei den Oxytrichinen, ein schmales undulirendes Band. Die Mundöffnung befindet sich, wie bei den Oxytrichinen, im Peristomwinkel; hier sieht man die in das Peristom gestrudelten Nahrungstheile, kleine Diatomeen, aufgeweichte Fetzen von faulenden Algen

Digitized by Google

etc., durch einen ganz kurzen, gebogenen Schlund, in dem ich keine Wimpern unterscheiden konnte, in das Entoplasma dringen.

Von CLAPARÈDE und LACHMANN wird die Farbe des Protoplasmaleibes von *Str. sulcatum* als bräunlichgelb angegeben und auch BÜTSCHLI bemerkt, dass es sich durch die große Zahl gelber Körnerklumpen auszeichnet. Die von mir massenhaft angetroffenen Exemplare der parthenopeischen Bucht waren stets farblos und enthielten außer verschluckten Nahrungsbrocken und Verdauungsvacuolen stets eine große Anzahl verschieden großer, fettglänzender Körnchen. Auch traf BÜTSCHLI in der Leibesmasse von *Strombidium sulcatum* der Kieler Bucht eine große Anzahl kleiner, heller krystallinischer Blättchen einer amyloidartigen Substanz; mir fielen derlei krystallinische Blättchen nicht auf — möglich, dass sie sich meiner Aufmerksamkeit entzogen.

Der ziemlich große runde oder ovale Kern liegt etwa um die Mitte des Körpers und zwar in der rechten Körperhälfte. Er besteht, wie so viele Kerne der Ciliaten, aus einer gleichmäßig granulirten Rindenschicht, welche die mehrfach erwähnten runden Binnenkörperchen mit dem hellen Hof umschließt (Fig. 20). Neben dem Kern ließ sich ein runder Nebenkern, namentlich an flachgequetschten und zerfließenden Exemplaren, oft ganz deutlich unterscheiden.

Die einzige contractile Vacuole liegt, wie bei den Oxytrichinen, unterhalb des Peristomes in der Nähe des linken Körperrandes und mündet auf dem Rücken; hier scheint sich auch die Afteröffnung zu befinden.

Theilungszustände kamen mir sehr oft vor (Fig. 22, 23); von der Theilung sei nur so viel erwähnt, dass sich, wie bei den Oxytrichinen und den Heterotrichen und wie dies für *Str. turbo* von CERTES (2. Pl. I Fig. III, 3) angegeben wird, sehr früh ein neues Peristom anlegt, und dass bei der Theilung die Trichocysten verschwinden, was wohl auf die gänzliche Neuorganisirung beider Theilungssprösslinge hinweist.

In Gesellschaft der gewöhnlichen Form von *Str. sulcatum* mit gedrungenem Körper und der ringförmigen Trichocystentasche des hinteren Körperdrittels fanden sich vereinzelte Exemplare mit langgezogenem, spindelförmigen Körper und mit zerstreuten Trichocysten, welche den ganzen postperistomealen Theil des Körpers durchsetzen (Fig. 18); vermöge der allgemeinen Streckung des Körpers ist auch das Peristom dieser Exemplare mehr in die Länge gezogen und mit dem der Oxytrichinen frappant übereinstimmend. Hätte ich diese Form, welche ich als var. *oblonga* bezeichnen will, nicht stets in Gesell-

Digitized by Google

schaft der gewöhnlichen Form von *Str. sulcatum*, und zwar, wie gesagt, nur in einzelnen Exemplaren angetroffen, so hätte ich sie unbedingt um so mehr für eine besondere Art gehalten, da die Unterschiede der beiden Formen nicht durch Zwischenformen verbunden werden. Dennoch glaube ich nicht fehl zu greifen, wenn ich diese Form nur als eine Wachsthumsvarietät vom gewöhnlichen *Str. sulcatum* ansehe, bei welcher mit dem Vorwiegen und der Gleichmäßigkeit des Wachsthums in der Richtung der Längsachse des Körpers die Einstülpung der Trichocystentasche unterblieb und die Trichocysten sich auf dem ganzen postperistomealen Theil des Körpers entwickeln konnten. Denkt man sich den Hintertheil des Körpers der gewöhnlichen Form von *Str. sulcatum* ausgezogen, so dass die ringförmige Einstülpung, welche die Trichocystentasche darstellt, verschwindet, so erhält man die Form der var. *oblonga*.

Strombidium tintinnodes n. sp.

(Taf. 23 Fig. 24—27.)

Stein hat, wie schon erwähnt, mit vollem Recht darauf hingewiesen, dass die Halterinen und Tintinnoden in sehr naher Verwandtschaft zu einander stehen, welche sich »sowohl in der Form und Bewimperung des Körpers, wie namentlich in der Anordnung und außerordentlichen Entwicklung ihrer adoralen Wimpern ausspricht, die ebenfalls zugleich als wesentliches Locomotionsorgan fungiren« (4. 163). Die Richtigkeit dieser Auffassung kann kaum schlagender bewiesen werden, als durch ein winziges Infusionsthier, welches ich hin und wieder scharenweise im pelagischen Auftrieb antraf und welches ich unbedingt für eine frei umherschwärmende Tintinnode gehalten hätte, wenn das Fehlen des für die Tintinnoden so charakteristischen bandartigen Peristomsaumes, so wie das Vorhandensein des schnabelartigen Stirnfortsatzes mich in dieser Auffassung nicht schwankend gemacht hätte. Eben diese negativen und positiven Charaktere sind es aber, welche für die Einverleibung des in Frage stehenden Ciliaten in das Genus *Strombidium* für mich entscheidend waren.

Der Körper von *Str. tintinnodes* ist im höchsten Grad, ich möchte sagen astasienartig metabolisch. Die eigentliche Körperform präsentirt sich nur beim ungehinderten, freien Umherschwimmen (Fig. 24, 26); sie ist cylindrisch-kegelförmig, nach hinten spitz zulaufend und am rechten Rande etwas ausgeschweift, vorn abgestutzt; da aber diese abgestutzte Fläche den Theil einer von links nach rechts aufsteigenden

Digitized by Google

Spiralwindung bildet, so liegt das vordere Ende auf der linken Seite tiefer, als auf der rechten; in der Nähe des rechten vorderen Endes erhebt sich der etwas nach rechts gebogene, einwärts gerollte, lange, schnabelförmige Stirnfortsatz. Hält das Thierchen in seinem stürmischen Umherschießen, wobei es sich fortwährend um seine Längsachse dreht und sich überhaupt ganz nach Weise der Strombidien und frei schwärmenden Tintinnoden benimmt, sei es durch eigenen Antrieb, oder auf ein Hindernis stoßend, inne, so beginnt es sofort seine eigenthümlichen an die Astasien oder Euglenen erinnernden Formveränderungen: der Körper schnürt sich ein und wogt wie in peristaltischen Bewegungen (Fig. 25), krümmt und bewegt seinen vorderen Theil, mit dem langen Peristomkranz geschäftig herumtastend, um sich bald wieder zu strecken und ungestüm fortzustürmen.

Die Körperlänge misst (ohne den Peristomkranz und den schnabelartigen Fortsatz) 0,02—0,04, die Breite 0,015 Mm.

Das Peristom bildet einwärts vom schnabelartigen Stirnfortsatz einen schräg von links nach rechts und unten gerichteten vertieften Spalt und erstreckt sich etwa bis zum vorderen Drittel des Körpers. Die adorale Wimperzone täuscht einen ganz geschlossenen Kranz vor; nur bei genauer Prüfung gewahrt man, dass die Wimpern in einer Spirale angeordnet sind, welche rechts neben dem Schnabel beginnt, den abgestutzten Vordertheil an der Rückenseite in einer nur sehr schwach nach abwärts geneigten Tour umläuft, um sich links auf die Bauchseite zu wenden und sich jäh abwärts zum Peristomwinkel zu senken. Der vordere Theil der adoralen Wimperzone ist meist jederseits vom Körperrand etwas überragt (Fig. 24). Die adoralen Wimpern sind dicht stehende und sehr lange, abgeflachte, schmale Wimperplättchen, welche vom Peristomwinkel bis zum abgestutzten Vorderende des Körpers an Länge zunehmen, im weiteren Verlauf der Spirale aber gleich lang sind. Die Spitzen der Wimperplättchen scheinen mir fein ausgefasert; zu voller Gewissheit konnte ich aber über diesen Punkt nicht gelangen. Die ganze adorale Wimperzone bildet einen sich nach vorn mehr oder minder erweiternden trichterartigen Kragen (Fig. 24, 26, 27); nie legen sich die einzelnen Wimpern, wie bei *Strombidium* und *Halteria* um; aber auch das für die Tintinnoden charakteristische Zusammenschlagen in einen pinselartigen Bausch habe ich nie beobachtet. Kleine Exemplare sehen mit ihrer reiherbuschartigen Wimperkrone einer Lophomonade frappant ähnlich. Über die etwa vorhandenen anderen Bestandtheile des Peristoms vermochte ich nicht ins Klare zu kommen. Die Mundöffnung befindet sich natürlich im Peristomwinkel.

Digitized by Google

Der übrige Theil des Körpers wird von einer ganz glatten, wimperlosen Grenzmembran umhüllt.

Das hyaline Protoplasma ist im hinteren Theile des Körpers durch ein bräunlich gelbes Pigment gefärbt und schließt eine große Anzahl stärker lichtbrechender, farbloser Kugeln ein.

Der helle, ovale Kern liegt unterhalb des Peristomes in der rechten, die contractile Vacuole in der linken Körperhälfte.

Von den zur Zeit gekannten Strombidien steht *Strombidium urceolare*, welches nach Stein in der Ostsee sehr häufig vorkommt (4. 162), unserem *Str. tintinnodes* äußerst nahe, unterscheidet sich aber durch den formbeständigen, »durch einen in der Mitte verengerten, nach vorn mäßig, nach hinten stark erweiterten, fast krugförmigen Körper«, ferner durch eine vom Peristom bis zum Hinterende des Körpers verlaufende, etwas schräge Längsrinne, in der ganz vorn 2—3 Bauchwimpern sitzen; in Bezug auf die »sehr entwickelte Oberlippe«, so wie den quer stehenden Bogen der adoralen Wimpern stimmen hingegen die beiden Arten genau überein. Ferner konnte man noch an ein *Strombidium* denken, welches von Claparède und Lachmann in der Umgebung von Berlin angetroffen wurde und sich vom *Str. turbo* durch die länglich cylindrische Körperform unterscheidet (1. 372). Dieses Infusionsthier wurde von S. Kent auch in England angetroffen und unter dem Namen *Str. Claparèdi* beschrieben und abgebildet (634, Pl. XXXII Fig. 46); wenn wir aber in Betracht ziehen, dass die in Rede stehende *Strombidium*-Art, welche in ihrer allgemeinen Körperform unserem *Str. tintinnodes* allerdings sehr ähnlich ist, den für die Strombidien charakteristischen schnabelartigen Stirnfortsatz nicht besitzt, so scheint die von Stein ausgesprochene Vermuthung ganz gerechtfertigt, dass sie überhaupt kein *Strombidium*, sondern nichts Anderes ist, als *Tintinnidium fluviatile* im Zustande des freien Umherschweifens (4. 163). Dasselbe gilt von S. Kent's *Strombidinopsis girans* (614), welche ebenfalls ein frei schwärmendes *T. fluviatile* seiu dürfte.

Die Familie der Tintinnoden.

(Taf. 24.)

A. Allgemeine Organisationsverhältnisse.

Ich muss vor Allem bemerken, dass ich die Familie der Tintinnoden in demselben Umfange nehme, in welchem sie von Fol behandelt wird, d. h. ich ziehe zur Familie der Tintinnoden auch die von

Digitized by Google

Haeckel für besondere Familien gehaltenen Codonelliden und Dictyocystiden. Von allen diesen drei Gruppen der Tintinnoden, welche sich wesentlich nur durch den Bau der Hülse unterscheiden, kommen Vertreter im pelagischen Auftriebe des Golfes vor. Leider sind mir von der Gattung *Dictyocysta* nur die äußerst zierlichen, gegitterten Hülsen von *D. Templum* und eine der *D. Mitra* nahe stehenden Art bekannt, die ich zwischen großen Mengen leerer Hülsen der zwei gemeinsten Tintinnoden im Darme von *Salpa africana*, so wie von *Antedon rosaceus* antraf; ich kann mich aber in Bezug auf die gleiche Organisation wohl mit Recht auf Fol beziehen, nach welchem die *Dictyocysta Cassis* (= *Cyttarocylis Cassis* Fol.) von den übrigen Tintinnoden nicht abweicht.

Zu meinen Untersuchungen über die Organisation der Tintinnoden dienten hauptsächlich *Codonella beroidea* (Fig. 1—9), *C. Lagenula* (Fig. 11, 15, 16) und *Tintinnus Ganymedes* (Fig. 17, 18). Die ersten zwei Tintinnoden sind so überaus häufig, dass sie wohl nie im Auftrieb fehlen und können namentlich an den wurst- oder perlschnurförmigen Colonien von Collozoen, deren Gallertumhüllung sie oft massenhaft ankleben, mit Muße studirt werden. Wer das stürmische, rastlose Umherschwärmen dieser winzigen pelagischen Infusorien, welches den Einblick in die Organisation so überaus erschwert, kennt, wird den Werth dieser natürlichen Leimruthen, an welchen die Tintinnoden haften bleiben, schätzen lernen. Leider zieht sich *C. Lagenula*, auf diese Weise festgeklebt, hinter dem Stachelkranz seines eigenthümlichen Verschlussapparates meist scheu in seine Hülse zurück und stellt den Beobachter auf eine schwere Geduldprobe, während *C. beroidea*, deren Hülse keinen Deckel besitzt, auch in der unbehaglichen Lage des Angeklebtseins weniger scheu ist, sich nicht so apathisch ihrem Schicksal ergiebt, sondern sich immer und immer wieder aus ihrem weit geöffneten Gehäuse vorstreckt und sich durch kräftiges Wirbeln loszureißen bestrebt, und, wenn dies nicht gelingt, die Hülse verlässt, wo sie dann erst recht wieder mit dem nackten Leib anklebt und ihre reizende Organisation nun ganz zur Schau trägt. *Tintinnus Ganymedes* und die übrigen Arten dieser Gattung sind vermöge der vollkommenen Durchsichtigkeit ihrer Hülsen zum Studium natürlich viel geeigneter: allein sie sind — oder waren wenigstens zur Jahreszeit, als ich mich in Neapel aufhielt — recht selten, und eingehender konnte ich nur *T. Ganymedes* an einigen festgeklebten Exemplaren studiren: so viel konnte ich aber immerhin constatiren, dass die Organisation sämmtlicher von mir beobachteten pelagischen Tintinnoden im Wesentlichen dieselbe ist

Digitized by Google

und mit der von *Tintinnidium fluviatile*, welches ich eingehend zu studiren Gelegenheit hatte, und welches ganz gewiss keine Vorticelline ist, wie Fol mit Unrecht vermuthet (16), sondern eine echte Tintinnode, genau übereinstimmt.

Der im höchsten Grade contractile und metabolische Körper der Tintinnoden ist drehrund, im contrahirten Zustande keulen-, birn- und kreiselförmig, im gestreckten hingegen mehr oder minder glocken- oder trichterförmig, nach hinten in einen oft sehr langen Schwanz ausgezogen, mit welchem sich das Thier an den Grund, oder die Seite der Hülse anheftet. Bei dem spastischen Zusammenschnellen wird der Schwanz, der kein elastisches Band (Stielmuskel) enthält, wie der Stiel der Vorticellinen, ganz vom Körper aufgenommen, in welchen er ohne scharfe Grenze übergeht. An einem Exemplar von *Tintinnus Amphora* (Fig. 20) saß das Thier auf einem kurzen schräg nach abwärts gerichteten, steifen Stiel, welcher mit einer breiten Ansatzscheibe an der Seitenwand des Bandes der Hülse befestigt war. Im Ganzen verhält sich also der Körper der Tintinnoden, was Form und Contractilität anlangt, wie der der Stentoren.

Der quer abgestutzte vordere Körpertheil trägt das charakteristische, schwer erforschbare Peristom, welches am genauesten jedenfalls von Stein bei *Tintinnidium fluviatile* und *Codonella beroidea* (= *Tintinnopsis beroidea* Stein **4.** 152—154), ferner von Sterki bei *Tintinnidium semiciliatum* (= *Tintinnus semiciliatus* Sterki, **2.** 461), einer dem *T. fluviatile* sehr nahe stehenden Art, erforscht wurde. Die kurze Bemerkung von Claparède und Lachmann, wonach die adoralen Wimpern mehrere concentrische Spiraltouren bilden und der Mund innerhalb der ausgehöhlten Scheibe des Peristoms excentrisch liegt, ist nicht nur ungenügend, sondern entspricht auch nicht dem eigentlichen Sachverhalt; die von Haeckel gegebene Schilderung des Peristoms seiner Dictyocystiden und Codonelliden nennt der Verfasser selbst »sehr lückenhaft und vieler Ergänzung bedürftig« (562); aber auch die Schilderung von Fol kann ich nach meinen eigenen Ergebnissen, welche im Großen und Ganzen mit denen von Stein und Sterki übereinstimmen, durchaus nicht für richtig halten und Stein verdient von Fol gewiss nicht den schweren Vorwurf, dass er: »par une confusion incroyable, vint mettre le désordre dans toute la caractéristique du groupe« (16).

Die von Stein, leider ohne Abbildungen gegebene Beschreibung des Peristoms und der Organisation der Tintinnoden überhaupt verdient die vollste Anerkennung; auch ist *Tintinnidium fluviatile*, an welchem Stein seine ersten Studien über Tintinnoden anstellte — wie dies

Digitized by Google

auch aus STERKI's Arbeit, welche von FOL ganz übersehen wurde, hervorgeht — keine Vorticelline, sondern, wie bereits erwähnt, eine echte Tintinnode; ferner hat STEIN auch als Verwandte der Tintinnoden die Halterinen angegeben (4. 163), bei letzteren aber die nahen Beziehungen zu den Oxytrichinen ganz richtig erkannt. Bis zu diesem Punkte ist in STEIN's Erkenntnis der Organisation und der Verwandtschaft der Tintinnoden durchaus keine Confusion und diese ist nur in so fern vorhanden, als STEIN in seinem System die Tintinnoden und Halterinen zwar in die nächste Nähe der Oxytrichinen setzt, aber dennoch von diesen trennt und der unnatürlichen Ordnung der Peritrichen einverleibt und sich bestrebt, die Organisation der Tintinnoden mit der der Vorticellinen in Einklang zu bringen, wo doch zwischen den beiden Familien gewiss nicht mehr (aber auch nicht weniger) Verwandtschaftsbeziehungen vorhanden sind, als zwischen den Oxytrichinen, oder den Stentoren und den Vorticellinen.

Das Peristom wird von einem ringförmigen Wall umsäumt, welchen ich kurzweg Peristomsaum nennen will und der, wie dies auch an den Abbildungen von CLAPARÈDE zu sehen, zierlich gelappt ist; je nachdem sich das Peristom entfaltet (Fig. 4), oder verengt (Fig. 19), erscheinen diese Lappen breiter, oder schmäler. Die Fähigkeit der circulären Zusammenschnürung des Peristomsaumes scheint bei den einzelnen Arten zu wechseln; ich fand sie am stärksten entwickelt bei *Tintinnus Anadyomene* (Fig. 19); nie wird aber das Peristom durch den Saum so eng verschlossen, wie bei den Vorticellinen. Der Peristomsaum setzt sich äußerlich vom übrigen Körper gar nicht ab und dennoch ist er in seinem ganzen Verlauf sehr deutlich sichtbar, da er sich durch eine feine, sehr gleichmäßige Granulirung seiner Substanz auszeichnet; bei manchen Species, z. B. bei *T. Ganymedes* (Fig. 17), enthält ein jedes Läppchen des Peristomsaumes ein größeres, stark lichtbrechendes, centrales Kügelchen, um welches sich sehr feine Granulationen gruppiren, was dem ganzen, gelappten Saum ein sehr zierliches Aussehen verleiht. Nach innen ist der Peristomsaum wulstig gedunsen und trägt die einfache Spiraltour der mächtigen adoralen Wimpern, deren Zahl sich etwa auf 20—30 beläuft und welche in ihrer vollen Entfaltung (Fig. 4) einen herrlichen Anblick gewähren. Die von den adoralen Wimpern umkränzte Scheibe, das Peristomfeld, senkt sich auf der linken Seite zum excentrisch gelegenen Mund, zu welchem ein Spiralbogen von kürzeren, aber immerhin noch sehr kräftigen Wimpern führt (Fig. 4; das Thier ist vom Rücken gezeichnet). Dieser Spiralbogen dürfte zur Annahme CLAPARÈDE's Veranlassung gegeben

Digitized by Google

haben, dass die adoralen Wimpern mehrere concentrische Spiraltouren bilden; allerdings stehen diese Wimpern mit der Spiraltour der langen adoralen Wimpern in Zusammenhang, allein ein mehrfacher Spiralgang fehlt ganz entschieden. Den Schlüssel zum Verständnis des ganzen adoralen Wimperapparates giebt ein Vergleich mit dem adoralen Wimperapparate nahe verwandter Infusorien, namentlich der Halterinen, Oxytrichinen und der Stentoren. Man denke sich die adoralen Wimpern, z. B. eines *Strombidium*, von dem auf dem rechten Rande des Körpers gelegenen vorderen Ende der Spirale sich auf der Bauchseite nach links fortsetzen und das zum Peristomwinkel absteigende hintere Ende der Spirale umgreifen, oder man denke sich bei einem Stentor die beiden Enden der adoralen Spirale ganz genähert, so kommt man zu einem klaren Verständnis des Sachverhaltes bei den Tintinnoden. An der Stelle, wo sich die Wimpern des linken Endes der adoralen Spirale in schiefer Richtung zum Munde hinab ziehen, muss natürlich eine wenn auch noch so verborgene Unterbrechung vorhanden sein, welche von Stein in der That erwähnt wird: ich konnte diese Unterbrechung am Peristom ganz entwickelter Thiere nicht auffinden; wenn sich hingegen am Beginne des Theilungsprocesses ein neues Peristom anlegt (Fig. 8), so ist die Unterbrechung der adoralen Wimperspirale sehr deutlich zu sehen.

Die nähere Beschaffenheit der adoralen Wimpern wurde von Sterki für *Tintinnidium semiciliatum* angegeben, von welchem in dieser Beziehung auch die übrigen Tintinnoden nicht wesentlich abweichen. Die äußerst langen und kräftigen Wimpern sind keine stielrunden Borsten, sondern, gleich den adoralen Wimpern der Oxytrichinen und Halterinen, flachgedrückte Wimperplättchen oder Membranellen, welche dem Peristomsaum in etwas schräger Richtung eingepflanzt sind, welches Verhalten namentlich dann augenfällig zu Tage tritt, wenn man Gelegenheit hat, das Thier vom Scheitel aus zu betrachten (Fig. 5). Entfaltet sich das Peristom ganz, so kehren die Wimperplättchen mehr oder minder ihre Fläche dem Peristomsaum zu. Die Spitzen der Wimperplättchen scheinen auch im normalen Zustande in äußerst feine Fäden — bedeutend feinere, als dies Sterki für *T. semiciliatum* angiebt — aufgelöst zu sein, die untere Hälfte oder zwei Drittel der Wimperplättchen bilden aber im normalen Zustande entschieden ein zusammenhängendes Ganzes.

Ganz anders werden die adoralen Wimpern von Fol aufgefasst, nach welchem sie eine Anordnung haben sollen, die ganz ohne Analogie unter den bis jetzt bekannten Infusorien dasteht. Der Rand des Peristoms ist

Digitized by Google

nach Fol wie der einer Kreissäge, deren Zähne alle nach derselben Richtung gekehrt sind; von der Spitze eines jeden Zahnes entspringt je eine Reihe von Wimpern, welche — etwa 24 an der Zahl — in parallelen Bogen vom Rande des Peristoms über das vertiefte Peristomfeld gegen die excentrisch gelegene Mundöffnung ziehen; die kürzesten winden sich in den Mund, während die längeren in einer gewissen Entfernung vor demselben aufhören. Die feinen Cilien, welche diesen Streifen aufsitzen, nehmen von der Peripherie an Länge regelmäßig ab, so dass die längsten Wimpern an den Spitzen der Sägezähne der Scheibe stehen. Mit anderen Worten — sagt Fol — bildet die gesammte Bewimperung der Scheibe eine Spiraltour von etwa zwanzig parallelen Umgängen. Die am Scheibenrande stehenden längsten Wimpern bilden gewissermaßen lose Bausche, Quasten von locomotorischen Wimpern, deren Zahl der der Wimperreihen entspricht und welche mithin nichts Anderes sind, als die von anderen Forschern für die langen adoralen Wimpern gehaltenen Gebilde.

Nichts steht mir ferner, als zu bezweifeln, dass die Details, die Fol beschrieben, thatsächlich zu sehen sind; allein gestützt auf Stein's, Sterki's und meine eigenen von Fol ganz abweichenden Ergebnisse, kann ich doch auch die Deutung des Gesehenen nicht ohne Weiteres für richtig halten. Was zuerst die von der Peripherie gegen den Mund laufenden parallelen Wimperstreifen des Peristomfeldes anlangt, so muss ich bemerken, dass ihre Anwesenheit durch das Vorhandensein der weiter unten zu beschreibenden und sowohl von Stein als auch von Sterki erkannten paroralen Wimpern unmöglich wird: ich kann mir die vermeinten Wimperstreifen nur erklären, wenn ich annehme, dass Fol bei Scheitelansicht die in Ruhe nach einwärts geschlagenen und bogenförmig gekrümmten adoralen Wimpern selbst (Fig. 5) für Wimperstreifen gehalten hat. Die losen Bausche oder Quasten von feinen Wimpern aber, welche statt der einzelnen kräftigen Wimpern, von welchen sämmtliche anderen Forscher sprechen, das Peristom umsäumen, dürften kaum etwas Anderes sein, als die der Länge nach abnorm bis zu ihrem Grunde zerfaserten adoralen Wimpern. Es ist zur Genüge bekannt, dass die stärkeren Wimpern, Wimperplättchen, Borsten und Griffel der Infusorien, z. B. der Oxytrichinen, Euplotinen etc., aus einer ganzen Garbe feiner Wimperhaare zusammengesetzt sind, welche sich bei Einwirkung verschiedener Agentien leicht loslösen und die Erscheinung der Zerfaserung der Wimpern hervorrufen. Durch Reagentien fixirte Infusorien zeigen die gänzliche Zerfaserung in lose Bausche von feinen, langen Haaren oft auf das prachtvollste. Man vergleiche

Digitized by Google

die von CERTES gegebene Abbildung eines durch Osmiumdämpfe fixirten *Euplotes Patella* (1. Pl. I Fig. 5), bei welchem sich die Schwanz- und Afterwimpern, eine Stirn- und mehrere adorale Wimpern gänzlich zerfasert haben; ferner vergleiche man die Abbildungen, die FOL von den adoralen Wimpern der Tintinnoden giebt, einerseits mit den Kunstproducten von CERTES, andererseits aber mit den Abbildungen und der Beschreibung anderer Forscher über die adoralen Wimpern der Tintinnoden und man wird zur Einsicht kommen, dass FOL kein normales Verhalten vor sich hatte, sondern Kunstproducte abbildete. Dies können wir aber um so mehr behaupten, als eine theilweise oder gänzliche Zerfaserung der Wimpern auch unter scheinbar ganz normalen Verhältnissen auftritt und zwar an sogenannten »abgematteten«, das heißt an solchen Exemplaren von Infusorien, welche längere Zeit hindurch im Tropfen unter dem Deckgläschen gehalten wurden und auf welche die allmählich zunehmende Concentration der Salze und der veränderte Gasgehalt des Wassers gleich Reagentien einwirken und gewisse Veränderungen, namentlich die Erscheinung der Zerfaserung der macerirten Wimpern hervorrufen, und es ist in der That oft sehr schwer zu entscheiden, was für normal und was für Kunstproduct gehalten werden soll. Wenn ich nun noch FOL's folgende Bemerkung in Betracht ziehe: »Je crois que sans ces individus couplés je ne serais pas parvenu à debrouiller complétement la question du mode d'implantation des cils du péristome« (14), und ferner die Bemerkung, dass diese conjugirten Individuen mehrere Stunden hindurch beobachtet wurden, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass FOL in der That durch Kunstproducte irre geleitet wurde. Dass die von S. KENT auf FOL's Darstellung des Peristoms gegründete neue Gattung *Petalotricha* (626) ganz unhaltbar ist und gestrichen werden muss, ist selbstverständlich.

Innerhalb der adoralen Wimpern läuft am Grunde des Peristomsaumes ein zweiter Kranz von viel kürzeren, dicht stehenden, sehr zarten Cilien (Fig. 4, 9, 17), welche, wie die Radien einer Federfahne, zusammenhängen. Diese wurden schon von STEIN bei *Codonella beroidea* (4. 154) und von STERKI bei *Tintinnidium semiciliatum* (2. 463) erkannt; merkwürdigerweise vermissten sie aber beide Forscher bei *Tintinnidium fluviatile*, bei welchem sie doch eben so deutlich zu sehen sind, wie bei den übrigen Tintinnoden. Nach HAECKEL tragen die Dictyocysten innerhalb einiger zwanzig langer adoralen Wimpern einen Kranz von ungefähr eben so vielen kurzen und dicken pfriemenförmigen Borsten (563), während den Codonellen statt dieser letzteren Wim-

Digitized by Google

pern ein kragenähnlicher dünner Aufsatz eigen ist: »Der freie Rand des Kragenaufsatzes ist sägeförmig gezähnt und auf jedem Sägezahn sitzt ein gestieltes Läppchen von länglich runder oder birnförmiger Gestalt. Die Läppchen (gegen 20 an der Zahl) sind ungefähr eben so lang, aber 2—5mal so dick als ihr haarfeiner Stiel« (565). Nach Fol ist das Peristom von *Dictyocysta Cassis* und von *Codonella Campanula* dem Peristom anderer Tintinnoden ganz ähnlich gebaut; auch ich konnte im Bau des Peristoms von *Codonella beroidea* und von *C. Lagenula* keinen Unterschied von dem der übrigen Tintinnoden constatiren. Diese feinen Cilien, welche, wie dies Sterki mit Recht hervorhebt, den sogenannten paroralen Wimpern einiger Oxytrichinen entsprechen dürften, folgen in ihrem Verlauf genau dem der adoralen Wimperspirale, und ich vermuthe, dass allein sie es sind, die sich in den Schlund hineinwinden.

Der Mund liegt, wie dies von sämmtlichen Forschern angegeben wird, excentrisch auf der Peristomscheibe, am hinteren Ende der adoralen Wimperspirale, in einer trichterförmigen Höhle des Peristomwinkels, welche ich präorale Höhle nennen will, und zwar — wenn wir nach der Homologie mit den Halterinen Bauch und Rücken, ein Rechts und ein Links unterscheiden wollen — auf der linken Seite des Körpers (Fig. 4 vom Rücken, Fig. 17 vom Bauch aus gesehen); er führt in einen sanft S-förmig gebogenen Schlund, welcher eine Reihe aufwärts gerichteter, feiner Haare trägt (Fig. 18), welche, wie bereits erwähnt, höchst wahrscheinlich nicht, wie Stein meint (4. 152), eine Fortsetzung der adoralen, sondern der feinen paroralen Wimpern sind. Sowohl der Mund, als auch der Schlund sind nur während des Schlingens sichtbar. Nach Fol ist der Schlund, der mehrere Reihen von feinen Wimpern trägt, in einem eigenthümlichen sackartigen Vorsprung des Körpers gelegen: »En regardant l'animal de profil, il est facile de voir, que le pharynx est logé dans une saillie latérale en forme de poche du corps de l'infusoire. Cette saillie est plus marquée chez certaines espèces et devient frappante chez des individues maigres, se présentant exactement de profil« (9). Mir sind derlei hernienartige Schlundtaschen nicht vorgekommen, aber auch von anderen Forschern werden sie nicht erwähnt und es liegt der Verdacht, dass sich Fol's Beobachtung nicht auf Individuen im normalen Zustande, sondern auf solche bezieht, die im Absterben, vielleicht im Zerfließen begriffen sich missstalteten, um so näher, als Sterki eine ähnliche taschenartige Vorstülpung an einigen Individuen von *Tintinnidium semiciliatum*, aber am hinteren Körperende beobachtete und zu seiner Angabe wohl mit Recht hinzusetzte, dass der

Digitized by Google

taschenartige, halb abgeschnürte Theil »wahrscheinlich auf traumatischem Wege, durch Quetschung, entstanden« (2. 460).

Das Peristomfeld (Peristomscheibe) selbst ist, wie bereits erwähnt, nach meinen Untersuchungen ganz wimperlos; seine Beschaffenheit und seine eigenthümlichen Bewegungen werden von STEIN mit folgenden lebenstreuen Worten geschildert: »Den Boden des Peristoms nimmt eine gewölbartig vorspringende Kuppe ein, die ich als Stirn bezeichnen will; die sie begrenzende Membran geht an den Seiten in die die innere Oberfläche des Peristoms auskleidende Membran über, welche wieder eine Fortsetzung der äußeren Körperhaut ist. Die Stirn kann auf eine kurze Strecke wie ein Pumpenstempel lebhaft auf und nieder bewegt werden, sie tritt jedoch niemals über das Peristom hervor, sondern erhebt sich höchstens bis nahe zum Rande desselben; wenn sie sich senkt, wird sie erst plan und dann mehr oder weniger trichterförmig vertieft« (1. 152). Weiter kann ich nun STEIN, der das Peristom der Tintinnoden mit dem der Vorticellinen vergleicht, nicht folgen. Nach meinem Dafürhalten theilt das Peristom der Tintinnoden mit dem der Vorticellinen nur die äußerliche Ähnlichkeit und steht, wie bereits gesagt, dem Peristom der Vorticellinen im eigentlichen Wesen seines Baues nicht näher, als das Peristom der Halterinen und Oxytrichinen, mit welchem es ganz homolog gebaut ist, nur ist es ganz auf den erweiterten Vordertheil des Körpers gerückt, während es bei den Halterinen und Oxytrichinen mehr oder minder bauchständig ist. Zur leichteren Übersicht der homologen Theile im Peristom der Tintinnoden und der Halterinen und Oxytrichinen möge folgende Zusammenstellung dienen.

	Tintinnoden	Halterinen	Oxytrichinen
1.	Peristomsaum	Adoraler Rand	Adoraler Rand
2.	Adorale Wimpern	Adorale Wimpern	Adorale Wimpern
3.	Parorale Wimpern	—	Parorale Wimpern (nur bei einigen Arten)
4.	Präorale Höhle	Peristomfeld	Peristomfeld
5.	Stirn (innerhalb der adoralen Wimperspirale)	Schnabelförmiger Fortsatz (außerhalb der adoralen Wimperspirale)	Stirnfeld (außerhalb der adoral. Wimperspirale)
6.	—	Undulirendes Band	Undulirendes Band
7.	—	—	Oberlippe

Was die Bewimperung des Schlundes anlangt, so konnte ich dieselbe, wie oben erwähnt, bei den Halterinen nicht beobachten;

Digitized by Google

bei den Tintinnoden und Oxytrichinen aber scheinen die Wimpern des Schlundes keine homologen Gebilde zu sein: bei den Oxytrichinen stülpen sich besondere endorale Wimpern, die bei den Tintinnoden ihre Homologa nicht zu haben scheinen, in den Schlund, während die Schlundwimpern der Tintinnoden eine directe Fortsetzung der paroralen Wimpern sein dürften.

Der Peristomsaum der Tintinnoden besitzt, wie bereits erwähnt, nur in mäßigem Grade die Fähigkeit, sich zusammenzuschnüren, und das Abschließen des Peristoms wird vielmehr durch die adoralen Wimpern bewerkstelligt. Beim Abschließen des Peristoms neigen sich die adoralen Wimpern einwärts und vereinigen sich zu einem pinselartigen Bausch (Fig. 3, 8, 9, 16, 19, 20), wobei die Spitzen der einzelnen Wimpern oft kreuzweise übergreifen (Fig. 16, 19, 20); es können sich aber die adoralen Wimpern auch ganz einwärts schlagen (Fig. 7), wobei sich ihre spirale Anordnung bei Scheitelansicht auf das deutlichste präsentirt (Fig. 5).

Was die Bewimperung des Körpers der Tintinnoden anlangt, so herrscht eine noch größere Controverse, als in Bezug auf den Bau des Peristoms. Nach Claparède und Lachmann ist sämmtlichen Tintinnoden eine gleichmäßige, feine Bewimperung eigen, während Fol gerade das Gegentheil behauptet, das heißt, dass der Körper ganz glatt, wimperlos ist. Auch nach Haeckel ist der Körper der Dictyocysten ganz glatt, über die Codonellen hingegen finden wir folgende Bemerkung: »Die Oberfläche des ganzen Körpers (mit Ausnahme des Peristomkragens) schien mir bei einer Art (*C. Campanella*) mit mehreren Längsreihen von Wimpern bedeckt zu sein. Bei den anderen beiden Arten (*C. Galea* und *C. Orthoceras*) konnte ich mich jedoch von deren Existenz nicht sicher überzeugen« (565). Die Bewimperung von *Tintinnidium semiciliatum* besteht, nach Sterki (2. 462), aus zerstreuten, kurzen, feinen Wimpern, die nur etwa ein Drittel bis fast die Hälfte des Vorderkörpers bedecken und deren Bewegungen langsam und wenig ausgiebig sind; bei *Tintinnidium fluviatile* soll hingegen die Bewimperung gänzlich fehlen. Auch nach Stein verhalten sich die Tintinnoden in Bezug auf ihre Bewimperung verschieden. Bei *Tintinnidium fluviatile* fand Stein »die ganze äußere Körperoberfläche ganz nackt, nur nahe unter dem vorderen Ende des Peristoms sitzt auf jeder Seite des Körpers eine ganz kurze Längsreihe von wenigen steifen, abstehenden, feinen Borsten, die nicht schwingen und dem Thiere offenbar zur Unterstützung beim Emporsteigen in seiner Hülse dienen« (4. 153). Bei *Tintinnus Inquilinus* findet sich »auf der einen Seite des Körpers im

Digitized by Google

vorderen Drittel eine Längsreihe feiner borstenförmiger Wimpern, die deutlich schwingen und bald aufgerichtet, bald niedergelegt werden; sie sollen den beiden vorderen Borstenreihen von *Tintinnidium fluviatile* entsprechen« (l. c.). Ganz anders verhält sich hingegen *Codonella* (*Tintinnopsis* Stein) *beroidea*, deren Bewimperung mit folgenden Worten geschildert wird: »Uber den ganzen Körper verliefen vom Peristom bis zum hinteren Körper zahlreiche, durch schmale, ganz glatte Zwischenräume von einander getrennte Längsreihen von äußerst kurzen und feinen, dicht hinter einander stehenden Wimpern, wodurch der Körper ein sehr zierliches längsrippiges Ansehen erhielt. Diese Art der Bewimperung findet sich bei keiner anderen Infusoriengruppe; sie ist von der totalen Körperbewimperung der heterotrichen und holotrichen jedenfalls wesentlich verschieden« (4. 154).

Welche von diesen verschiedenen Auffassungen der Bewimperung ist nun die richtige? Oder ist die Bewimperung bei so nahe verwandten Formen in der That eine so grundverschiedene, wie man es aus den Ergebnissen der verschiedenen Forscher schließen könnte?

Vor Allem muss ich hervorheben, dass hier unter der Bezeichnung von Wimpern zwei ganz verschiedene Gebilde mit einander verwechselt werden. Die nicht schwingenden feinen, abstehenden Wimpern von *Tintinnidium fluviatile*, deren Vorhandensein ich bestätigen kann, sind streng genommen überhaupt keine Wimpern, sondern mit jenen steifen Borsten identische Gebilde, welche zwischen den eigentlichen Cilien verschiedener Infusorien, z. B. *Glaucoma scintillans*, *Pleuronema Chrysalis*, einiger Stentoren etc., am Halse von *Stephanopogon Colpoda*, am Rüssel der Stichotrichen, am Rücken gewisser Oxytrichinen und als sogenannte Springborsten in einem Kranz geordnet bei der *Halteria Grandinella* vorkommen. Jedenfalls gehören in diese Kategorie auch die sich nur »langsam und wenig ausgiebig« bewegenden Borsten von *Tintinnidium semiciliatum*, die Sterki selbst mit den Borsten der Stentorinen vergleicht. Diese steifen Borsten scheinen nur jenen Tintinnoden eigen zu sein, welche gallertige Röhren bewohnen, d. h. der S. Kent'schen Gattung *Tintinnidium*; bei keiner Tintinnode mit solider Hülse wurden sie bis jetzt beobachtet.

Von den eigentlichen sehr charakteristischen Wimpern sieht man gewöhnlich gar nichts und man könnte die Oberfläche der Tintinnoden leicht für ganz wimperlos halten, wie sie in der That von vielen Forschern angesehen wurde. Fein und gleichmäßig bewimpert, wie sie Claparède und Lachmann darstellen, sind die Tintinnoden gewiss nicht und dennoch sind sie mit einem ganz eigenthümlich versteckten

Digitized by Google

Wimpermantel umhüllt, welcher von STEIN zum Theil bei *Tintinnus Inquilinus*, am genauesten aber bei *Codonella beroidea* erkannt wurde. Betrachtet man eine Tintinnode im contrahirten Zustande näher, so bemerkt man an ihrer Oberfläche eine eigenthümliche glashelle, ganz körnchenlose und an verschiedenen Stellen sehr ungleich dicke Zone, die sich nach innen ziemlich scharf abgrenzt (Fig. 7). Diese Grenzzone ist mir bei *Tintinnidium fluviatile* längst bekannt, bei welchem ich am Rande des Vorderleibes zwischen den steifen Borsten auch schräg nach vorn gerichtete feine Haare beobachtete, die ganz entschieden und lebhaft flimmerten; meist konnte ich aber diese echten Cilien nicht unterscheiden und vermochte über das Gesehene nicht ins Reine zu kommen. Die Erklärung für diese Beobachtung, so wie für die verschiedenen Auffassungen der Bewimperung der Tintinnoden sollte mir die Untersuchung von *Codonella beroidea* liefern. Gewöhnlich sieht man zwar bei *Codonella beroidea* eben so wenig etwas von Körperwimpern, als bei den übrigen Tintinnoden, und ich dachte bereits entschieden behaupten zu können, dass die pelagischen Tintinnoden alle wimperlos sind, als ich zu meiner nicht geringen Überraschung am rechten Rande der vorderen Körperhälfte eines längere Zeit beobachteten Exemplars (Fig. 4) eine Wimperreihe aufflimmern und wie spurlos wieder verschwinden sah, so dass das Thier wieder ganz wimperlos erschien. Nachdem ich auf dieses Phänomen einmal aufmerksam geworden, demselben weiter nachforschte, wurde es mir bald klar, dass sich die erwähnten Wimpern in einer von rechts nach links absteigenden Spirallinie vom vorderen Körpertheile bis zum Schwanzende verfolgen lassen und dass sich ähnliche Wimperreihen in regelmäßigen Abständen über den ganzen Körper verbreiten. Sie bestehen aus verhältnismäßig langen, fein zugespitzten, abgeflachten, nach rechts und vorn gerichteten Wimpern, welche — wie etwa die Contourfedern der Vögel — dem Körper gewöhnlich glatt angeschmiegt getragen werden, so dass sie einzeln nicht zu unterscheiden sind und in ihrer Gesammtheit die erwähnte helle Grenzzone des Körpers darstellen. Aber selbst wenn sie aufgerichtet werden, sind sie noch immer schwer zu unterscheiden, da sie vermöge ihrer Abflachung ganz durchsichtig sind: nur am rechten Körperrande (Fig. 4, 7), wo sie vorspringen, lassen sie sich leicht erkennen; am Schwanzende aber kann man oft die hintersten Wimpern zu einem pinselartigen Schopf zusammengedreht beobachten (Fig. 4). Bei Scheitelansicht des Thieres sieht man gewöhnlich auch gar keine Wimpern; bei anhaltender Beobachtung gewahrt man aber bald hier, bald dort eine Wimperreihe aufflimmern und wieder verschwinden; nur an

Digitized by Google

abgematteten Exemplaren erscheinen oft mehrere Wimperreihen auf einmal.

Nach diesen Beobachtungen löst sich die Controverse über die Bewimperung der Tintinnoden von selbst. Der Körper höchst wahrscheinlich aller Tintinnoden trägt vom Peristom bis zum Schwanzende in schräg von rechts nach links verlaufenden Spirallinien geordnete Wimpern, welche gewöhnlich dem Körper fest angeschmiegt sind und daher von vielen Forschern gänzlich übersehen wurden. Claparède und Lachmann haben bei sämmtlichen Tintinnoden, die sie beobachteten, und Haeckel bei *Codonella Campanula* die Wimpern zwar erkannt, die Bewimperung aber fälschlich als eine gleichmäßige aufgefasst. Stein hat bei *Tintinnus Inquilinus* die am leichtesten unterscheidbare Randwimperreihe erkannt, die Wimpern aber fälschlich für homologe Gebilde mit den steifen Borsten von *Tintinnidium fluviatile* gehalten; hingegen hat Stein die Wimperreihen von *Codonella beroidea* ganz genau erforscht und mit vollem Recht hervorgehoben, dass diese Art der Bewimperung von der totalen Körperbewimperung der Hetero- und Holotrichen wesentlich verschieden ist. Als Homologa dieser ziemlich entfernt von einander stehenden, schräg von rechts nach links verlaufenden Wimperreihen dürften die Bauchwimpern der Oxytrichinen (*Urostyla*, *Stichotricha*, *Stichochaeta* und *Strongylidium*) angesehen werden; selbst die Afterwimpern der Oxytrichinen scheinen bei den Tintinnoden ihre Homologa zu haben in den zu einem pinselartigen, spitzen Bausch vereinigten endständigen Wimpern. Zu diesen Wimpern kommen bei den Tintinnidien noch die erwähnten steifen Borsten, welche ganz entschieden keine echten Wimperhaare sind.

Bei der Locomotion der Tintinnoden, welche, wie bekannt, in einem hastigen, ungestümen Vorwärtsschwimmen in gerader Linie besteht, wobei der Körper um seine Längsachse rotirt, sind lediglich die mächtigen adoralen Wimpern in Thätigkeit, wobei sie, wie Fol bemerkt (7), einen von rechts nach links wirbelnden Strudel erzeugen und in ihrer Gesammtheit das Bild eines rotirenden Rades geben. Zu bemerken ist dabei noch, dass die adoralen Wimpern in ihrer Thätigkeit stets einen gewissen Grad von Steifheit bewahren; bei keiner Tintinnode sah ich die adoralen Wimpern sich geißelartig schlängeln, wie dies von Haeckel angegeben wird (563). Die Körperwimpern nehmen an der Locomotion beim freien Umherschwärmen, selbst bei solchen Individuen, welche ihre Hülse verlassen haben, keinen Antheil: sie dienen nur zum Vor- und Rückwärtskriechen innerhalb der Hülse,

Digitized by Google

ferner, gleich den Borsten der tubicolen Anneliden, zum Anstemmen an die Wand der Hülse, und endlich bilden sie, wenn sie, wie gewöhnlich, dem Körper fest angeschmiegt sind, einen resistenten Mantel, eine Art von Panzer, welcher sich in gewisser Beziehung mit dem ebenfalls aus Wimpern gebildeten und oben geschilderten Mantel (Hülse, Büchse) von *Mesodinium Pulex* vergleichen lässt.

Das Leibesplasma der Tintinnoden ist gewöhnlich grobgranulirt, oft mit größeren fettglänzenden Granulationen ganz vollgestopft. Bei *Tintinnus Anadyomene* und *Codonella Lagenula* fand ich das Plasma stets von einem ähnlichen bräunlichgelblichen Farbstoff, wie der der Zooxanthellen der Radiolarien gefärbt; ob aber dieser Farbstoff von verschlungenen Zooxanthellen herrührt — was wohl zu vermuthen ist — konnte ich nicht entscheiden. Als aufgenommene Nahrungstheile lassen sich verschiedene aufgeweichte Bruchstücke von Algen, hier und da eine kleinere Diatomee unterscheiden; selten schließt das Plasma Safträume, Nahrungsvacuolen ein.

Die einzige contractile Vacuole liegt in der Nähe der präoralen Höhle in der linken Körperhälfte rückenständig. Der After öffnet sich in der nächsten Nähe, vielleicht sogar mit der contractilen Vacuole.

Der Kern liegt in der rechten Körperhälfte, gegenüber der contractilen Vacuole, gewöhnlich etwas mehr nach rückwärts gerückt. Er ist kugel-, ei- oder nierenförmig und bei sämmtlichen von mir untersuchten pelagischen Tintinnoden solid und nie, wie bei *Tintinnidium fluviatile* durch eine quere spaltförmige Höhle in zwei Hälften getheilt. Der Kern besteht, wie bei so vielen anderen Infusorien, aus einer fein und gleichmäßig granulirten Rindenschicht (Fig. 4), welche die mit je einem hellen Hof umsäumten runden Binnenkörperchen (Fig. 6) einschließt. Auch je einen runden Nebenkern konnte ich ganz deutlich unterscheiden (Fig. 4, 6 etc.). Bei einem Exemplar von *Tintinnus Ganymedes* (Fig. 17) ließen sich außer dem knapp am Kerne liegenden Nebenkern noch drei andere entfernt vom Kern zerstreut liegende runde Körperchen unterscheiden, welche in Bezug auf ihre grauliche Farbe und die Art der Lichtbrechung ganz mit dem Nebenkern übereinstimmten.

Alle Tintinnoden bewohnen (gewöhnlich) freischwebende Hülsen, welche sie mit sich herumführen und in welche sie sich bei jeder Störung scheu zurückziehen, was ihre Beobachtung äußerst erschwert. Manche Tintinnoden, z. B. *Codonella beroidea*, verlassen ihre Hülse bei anhaltender Maltraitirung — z. B. wenn sie in die Gallerte der Radio-

Digitized by Google

larien einkleben — sehr leicht, um sich wahrscheinlich eine neue Hülse anzulegen; bei anderen hingegen konnte ich dies nicht beobachten. Immerhin findet man aber im pelagischen Auftrieb massenhafte leere Hülsen, sei es, dass sie von ihren Bewohnern freiwillig verlassen, oder dass sie von anderen pelagischen Thieren ihres Inhaltes beraubt wurden; denn die Tintinnoden werden, wie oben erwähnt, von verschiedenen pelagischen Thieren, namentlich den Salpen, massenhaft verschlungen und ihre entleerten Hülsen gelangen dann mit den Excrementen wieder in das Freie.

Während in dem Bau des Körpers der Tintinnoden eine große Einförmigkeit herrscht, ist ihre Hülse nach Form und Structur sehr verschieden und liefert gut verwerthbare Unterscheidungsmerkmale für die Systematik.

Was die Form der Hülsen anlangt, so herrscht innerhalb der Familie die größte Mannigfaltigkeit. Die Form der gallertigen Röhren der Tintinnidien wechselt in Länge und Krümmung je nach den Individuen sehr bedeutend, während die steifen Hülsen anderer Tintinnoden zwischen engeren Grenzen variiren; allerdings ist aber auch bei diesen das Variiren der Form der Hülse immerhin noch groß genug, um die Grenzen der einzelnen Genera und Species zu verwischen. Die zierlichen Hülsen, welche den Schalen der monothalamen Rhizopoden (die der Dictyocysten sogar denen gewisser Radiolarien, der Cyrtiden) zum Verwechseln ähnlich sehen, sind röhren-, tüten-, trichter-, pocal-, schlauch-, glockenförmig etc.; bald in die Länge gezogen, bald mehr bauchig gedrungen; nach vorn meist — aber nicht immer — erweitert, hinten bald abgestutzt, bald abgerundet, bald zugespitzt, oft in einen Stiel ausgezogen, oder mit einem schnabelartig gekrümmten Schwänzchen endend. Der vordere Theil der Hülse ist oft als kragenartiger Aufsatz vom hinteren getrennt, welcher sich oft auch in der Structur vom übrigen Theil der Hülse unterscheidet. Meist ist die Hülse gerade oder elegant geschweift, nur bei einer bis jetzt gekannten Art (*Tintinnus Helix* Clap. et Lachm.) ist die Hülse in ihrem hinteren Theile gewunden.

Viel charakteristischer als die Form ist für die einzelnen Gattungen die Structur der Hülse. Das einfachste Verhalten treffen wir bei dem Genus *Tintinnidium*, bei welchem die unregelmäßig gekrümmte und verschieden lange röhrige Hülse aus einer granulirten, gallertigen Substanz besteht und mit den Gallertröhren von *Stichotricha secunda* genau übereinstimmt (*Tintinnidium mucicola* Clap. et Lachm. und *T. fluviatile* Stein); bei *T. semiciliatum* Sterki sind der

Digitized by Google

gallertigen Grundsubstanz Reste macerirter Pflanzentheile, kleine Pilz- und Algenfäden eingefügt und verklebt. Bei allen übrigen Tintinnoden besteht die Hülse, wie dies von Fol gezeigt wurde (12), aus einer wenig elastischen chitinartigen Substanz, welche gleich den Schalen der Difflugien und Pleurophryen ganz unregelmäßig geformte scharfkantige oder mehr abgerundete Partikel aus Kieselsäure eingeklebt enthalten kann; aus reiner Kieselsäure bestehen selbst die Hülsen der Dictyocysten nicht, da sie beim Ausglühen verbrennen und, wie ich hinzusetzen kann, in Glycerin etwas quellen, so dass sie sich, wenn man das Deckgläschen andrückt und hin und her schiebt, ganz unregelmäßig biegen und falten. Bei einigen Tintinnoden, namentlich bei einigen Arten der Gattung *Tintinnus* ist die ganz hyaline Hülse vollkommen structurlos, bei anderen führt sie ganz charakteristische, verdickte Längsleisten oder Furchen, namentlich in ihrem unteren Theile (Fig. 17, 21), oder ist wie aus spiralen Bändern (Fig. 19) oder queren Ringen (Fig. 23) zusammengefügt. Bei einigen Arten der Haeckel'schen Gattung *Codonella* hat die Hülse eine zellenähnliche Sculptur, das heißt sie ist ganz so, wie bei *Nebela* unter den monothalamen Rhizopoden, aus runden oder polygonalen Scheibchen zusammengefügt (Fig. 11, 12), welche in ihrer Mitte je ein stärker lichtbrechendes Körnchen enthalten und welche gegen das hintere Ende der Hülse oft durch unregelmäßig geformte Kieselkörperchen verdrängt werden. Die zierlichste Struktur hat die Hülse der Dictyocysten, bei welchen sie durch verschieden große und ganz charakteristisch vertheilte Löcher durchbrochen zu sein scheint und den elegant gegitterten Schalen der Cyrtiden ähnlich ist. Fol hat für *Dictyocysta Cassis* gezeigt, dass ihre Hülse nicht ganz durchbrochen ist, wie dies von Haeckel behauptet wurde, sondern dass sie aus zwei feinen Lamellen besteht, von welchen nur die äußere durchbrochen ist (18). Bei der Besprechung der Hülse muss ich noch die eigenthümliche Verschlussvorrichtung erwähnen, welche ich bei *Codonella Lagenula* entdeckte. Sie besteht aus etwa 12 zugespitzten, stachelartigen Platten, welche im Inneren der Hülse am unteren Rande des Aufsatzes angebracht sind und sich, wenn sich das Thier in die Hülse zurückzieht, gegen einander neigen, einen kegelförmigen Deckel bilden und den Eingang der Hülse verschließen (Fig. 11, 15), während sie sich beim Hervortreten des Thieres seitwärts an die Wand des Aufsatzes anschmiegen und nur sehr undeutlich zu sehen sind.

Die bis jetzt gekannten Tintinnoden lassen sich nach der Structur ihrer Hülsen in vier Gattungen unterbringen, auf welche zum

Digitized by Google

Theil bereits von CLAPARÈDE und LACHMANN hingewiesen wurde (1. 196) und welche ich in folgender Übersicht zusammenstelle:

I. Hülse weich, gallertartig. 1. *Tintinnidium* S. Kent (pro parte)
II. Hülse steif, chitinartig.
  a) Nicht durchbrochen.
    α) Ohne Kieselplättchen und ohne zellige Sculptur. 2. *Tintinnus* Schrank.
    β) Mit Kieselplättchen, oder mit zelliger Sculptur, oder auch mit beiden. 3. *Codonella* Haeckel.
  b) Die äußere Lamelle der Hülse durch Löcher vielfach durchbrochen, gegittert. 4. *Dictyocysta* Ehrenberg.

Zur Gattung *Tintinnidium* muss ich bemerken, dass ich sie in einem etwas anderen Sinne nehme als S. KENT, der sie aufstellte. Nach S. KENT lautet nämlich die Diagnose der Gattung *Tintinnidium*: »Animalcules ovate or pyriform, resembling those of the genus *Tintinnus*, but excreting a sheath or lorica, usually of a mucilaginous consistence, which is permanently affixed to foreign objects. Inhabiting salt and fresh water« (611). In dieser Diagnose ist das Hauptgewicht auf die Anheftung der Hülse an Fremdkörper gelegt; nun wird aber der typische Repräsentant der Gattung *T. fluviatile* wenigstens eben so oft, wenn nicht öfter frei flottirend, als angeheftet angetroffen. Die Anheftung an Fremdkörper muss mithin aus der Diagnose gestrichen und das Hauptgewicht auf die gallertige Beschaffenheit der Hülse gelegt werden.

So scharf und präcis aber auch die angeführten Gattungen umschrieben zu sein scheinen, wird es oft doch recht schwierig manche Formen unterzubringen, da sich zwischen den einzelnen Gattungen Übergänge finden. So fand ich leere Hülsen einer Tintinnode (Fig. 10), die, was ihre Form betrifft, genau mit *Tintinnus Ampulla* übereinstimmen, welche FOL aus dem Golfe von Villafranca beschrieb (20); während aber die Hülse der von FOL beobachteten Thiere ganz glatt, hyalin und structurlos war, waren die von mir beobachteten Hülsen nie ganz structurlos, sondern enthielten in ganz regelmäßigen Abständen stärker lichtbrechende runde Körperchen, die, was ihre Anordnung anlangt, genau den kernartigen runden Körperchen entsprechen, die sich in der Mitte eines jeden runden Scheibchens, welche die Mosaik der Hülsen der Codonellen bilden, vorfinden; das Ganze machte den Eindruck, als ob die Abgrenzung der einzelnen Scheibchen unterblieben wäre und nur die kernartigen Körperchen sich ausgebildet hätten, wie etwa bei einer Syncytiumschicht, wo die einzelnen Zellencentren nur durch die Kerne angedeutet sind. Bei den meisten Exemplaren kamen

Digitized by Google

aber zu diesen soliden Knöpfchen noch eine Menge kleiner, zerstreuter Kieselplättchen. Nach diesem Befunde wäre also die parthenopeische Tintinnode in die Gattung *Codonella*, die glatte Form von Villafranca aber in die Gattung *Tintinnus* einzureihen. — Ferner fand ich die Hülse einer Tintinnode, welche ich mit dem Namen *Codonella perforata* bezeichnen will (Fig. 12, 13, 14), deren bauchiger Haupttheil die zellenähnliche Sculptur der Codonellen besitzt, während ihr Aufsatz 10—12 Reihen von umrahmten ovalen Löchern trägt, welche in Form und Größe genau den kleinen Löchern der Hülse von *Dictyocysta Templum* entsprechen. Dass sich derlei Übergänge, Zwischenformen vorfinden, dürfte eher erwartet, als überraschend sein und einstweilen weder zum Aufgeben der angeführten Gattungen, noch auch zur Vermehrung derselben zwingen, da bei gehörigem Abwägen der Charaktere der richtige Platz doch unschwer zu finden sein wird.

Von der Vermehrung der Tintinnoden ist durch die Untersuchungen von Stein an *Tintinnidium fluviatile* und *Tintinnus Inquilinus* (4. 153) und von Sterki an *Tintinnidium semiciliatum* (2. 464) wenigstens so viel bekannt, dass sie durch Quertheilung vor sich geht, welche damit beginnt, dass in der Mitte des verlängerten Körpers eine neue adorale Wimperzone hervorwächst. Dieses Stadium wurde auch von Claparède bei *Tintinnus Urnula* gezeichnet. Auch ich habe einzelne Stadien des Theilungsprocesses bei *Codonella beroidea* beobachtet (Fig. 8, 9); die Theilung führt zur schrägen Abschnürung des Theilungssprösslinges (Fig. 9); leider konnte ich aber die auf einander folgenden Phasen des Theilungsprocesses nicht verfolgen. — Von der Bildung der Hülse ist bis jetzt gar nichts bekannt.

Haeckel giebt an, dass bei einem Individuum von *Dictyocysta Cassis* der Nucleus nicht zu sehen war, »hingegen zeigte sich in der Mitte des Körpers ein Haufen von ungefähr zwanzig kugeligen Zellen, die wohl als Sporen oder Eier (?) anzusehen sind. Die isolirten Sporen zeigten sich als nackte kugelige Zellen, welche einen ebenfalls kugeligen Nucleus (von ein Drittel ihres Durchmessers) einschlossen« (563). Ferner berichtet derselbe: »Bei einem Exemplar von *Codonella Campanella* fanden sich im Inneren zwischen 10—20 kugelige kernhaltige Zellen, offenbar Sporen. Der Durchmesser ihres kugeligen, trübkörnigen Nucleus betrug ein Drittel von dem der hellen nackten Protoplasmakugel. Bei einem Exemplare derselben Art waren statt deren im Inneren mehrere bewimperte Embryonen zu bemerken. Der isolirte Embryo erschien als eine eiförmige Zelle von 0,02 mm Länge, 0,013 mm Dicke, überall auf der Oberfläche mit einem äußerst zarten Wimper-

Digitized by Google

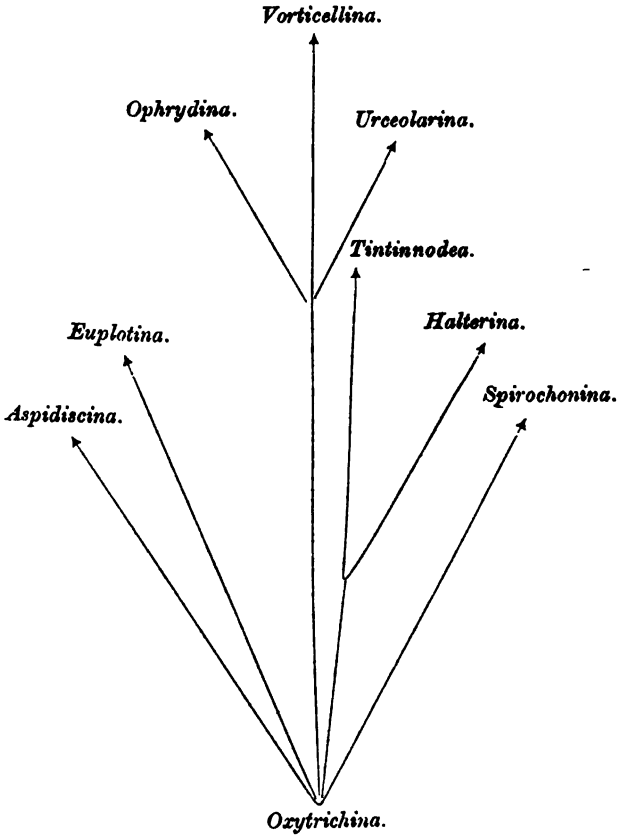
kleide bedeckt. Im Inneren war ein quergestellter wurstförmiger Nucleus sichtbar, hinter diesem in dem zugespitzten Hinterende eine contractile Vacuole« (565). — Ich glaube nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass die vermeinten Sporen oder Eier und die holotrichen Embryonen, welche genau mit jenen übereinstimmen, die STEIN ebenfalls sehr zahlreich im Inneren von *Bursaria truncatella* vorfand (4. 306), in keinem genetischen Zusammenhang mit der genannten Tintinnode stehen, sondern nichts Anderes sind, als die sogenannten Embryonen der Ciliaten überhaupt, d. h. parasitische Acinetinen.

FOL ist der einzige Forscher, der bei einer Tintinnode, nämlich bei seinem *Tintinnus Ampulla* die Conjugation beobachtet hat (13). Die conjugirten Individuen vereinigen sich im gestreckten Zustande mit dem Rande des Peristoms etwas links vom Munde. Die Conjugation dauert mehrere Stunden. Die inneren Vorgänge der Conjugation wurden aber nicht beobachtet.

Es bedarf nur noch einiger Worte über die systematische Stellung der Tintinnoden. Nach dem, was über die Organisation der Tintinnoden mitgetheilt wurde, ist es wohl kaum mehr nöthig noch besondere Beweise heranzuziehen, um zu zeigen, dass die Verwandtschaft zwischen den Vorticellinen und den Tintinnoden eine ziemlich entfernte ist: die Einverleibung der Tintinnoden in die Familie der Vorticellinen, wie dies von Seite EHRENBERG's und DUJARDIN's geschah, ist durchaus zu verwerfen. Aber auch eine Anreihung als besondere Familie in die Gruppe der Peritrichen, wie dies STEIN vorschlägt, kann nicht gebilligt werden: da doch, wie ich in einer anderen Arbeit (3. 185) zu zeigen mich bemühte, in dieser ganzen STEIN'schen Ordnung nur die im weiteren Sinne genommenen Vorticellinen, d. h. die eigentlichen Vorticellinen, Ophrydinen und Urceolarien sich natürlich an einander gruppiren, die Tintinnoden aber ein eben so fremdes Element bilden, wie die Spirochoninen, Gyrocoriden, Cyclodineen und Halterinen. Dass die Tintinnoden, was die Bewimperung ihres Peristoms anlangt, ganz allein dastehen, wie dies FOL behauptet, dürfte nach dem Vorgetragenen gewiss auch nicht für gerechtfertigt gehalten werden; das Vorgehen von S. KENT aber, der einen Theil der Tintinnoden, die Familie der Tintinnoden und Codonelliden, in die Ordnung der Heterotrichen (575), die der Dictyocystiden aber in die Ordnung der Peritrichen (622) einreiht, wird gewiss keine Anhänger finden. — Die nächsten und natürlichsten Verwandten der Tintinnoden sind, wie dies auch von STEIN erkannt wurde, die Halterinen: sie stehen gleich diesen in engster Beziehung zu den Oxytrichinen — den Vorticellinen

Digitized by Google

aber durchaus nicht näher, als die Oxytrichinen selbst, und der Abstand zwischen der natürlichen Gruppe der Oxytrichinen, Halterinen und Tintinnoden einerseits und der der Vorticellinen (*Vorticellina*, *Ophrydina*, *Urceolarina*) anderseits, wird durch das Zwischenschieben der von beiden Gruppen verschieden gebauten Cyclodineen und Gyrocoriden — wie wir dies im System von STEIN antreffen — gewiss nicht überbrückt. Allerdings kommen im System, bei dem einfachen Aneinanderreihen der Familien, die Halterinen und Tintinnoden zwischen Oxytrichinen und Vorticellinen, da die Oxytrichinen jedenfalls einem Knotenpunkt entsprechen, aus welchem in einer Richtung die Euplotinen und Aspidiscinen, in der zweiten die Halterinen und Tintinnoden, in der dritten die Vorticellinen und in einer vierten Richtung höchst wahrscheinlich die Spirochoninen entsprossten, deren gegenseitige Verwandtschaft durch kein Aneinanderreihen, sondern durch einen Stammbaum ausgedrückt und anschaulich gemacht werden kann.



Digitized by Google

B. Die im Golfe von Neapel beobachteten Tintinnoden.

Tintinnus Ganymedes[1] n. sp.

(Taf. 24 Fig. 17, 18.)

Hülse glasartig hyalin, zartwandig, einem langgestielten, fußlosen Champagnerbecher ähnlich. Das vordere Viertel des Bechers trägt acht, auf gleiche Abstände vertheilte, verdickte, nach beiden Enden zugespitzte Längsleisten, das Hinterende eben so viel leicht spiralig verlaufende Längsfurchen. Oft trifft man macerirte leere Hülsen, bei welchen die dünne Lamelle, welche die Leisten verbindet, herausgefallen ist und die Leisten als lange, spitze, steife Borsten vorragen.

Länge der Hülse beträgt etwa 0,12, Weite der Mündung 0,03 mm.

Das Thier, dem die Hülse ziemlich geräumig ist und welches sich während des Herumschwimmens in einen sehr langen Schwanz auszieht, ist farblos, grob granulirt; der Peristomsaum enthält in der Mitte eines jeden Läppchens ein stärker lichtbrechendes Körnchen, umgeben von einem sehr fein granulirten Hof; der helle Kern ist rund oder oval; außer dem dem Kern anliegenden Nebenkern wurden bei einem Exemplar noch drei vom Kern entfernt stehende, zerstreute nebenkernähnliche Gebilde beobachtet.

Selten, und immer nur in einzelnen Exemplaren.

Tintinnus Anadyomene[2] n. sp.

(Taf. 24 Fig. 19.)

Hülse krystallhell, überall gleich dünnwandig, spröd, cylindrisch, nach vorn manchmal allmählich etwas erweitert, etwas unterhalb der Mitte conisch zugespitzt. Die ganze Hülse ist aus parallelen, langgezogenen Spiralbändern zusammengefügt, die der geringste Druck leicht von einander sprengt, so dass man nur selten ganz unversehrte Hülsen antrifft. An der Mündung der Hülse sind die sich berührenden Ränder der Bänder leicht eingesenkt, wodurch der Saum der Mündung sanft gekerbt erscheint. Die äußerste Spitze des conischen Hinterendes ist gabelig gespalten. Die verhältnismäßig sehr weite Hülse wird von einem ganz kleinen Thierchen bewohnt, welches stets bräunlich-

---

[1] Wegen der Form der Hülse nach dem holden Mundschenk benannt.

[2] Bekannter Beiname der aus dem Meerschaum entstandenen Aphrodite.

Digitized by Google

gelb gefärbt ist und dessen adorale Wimpern durch bedeutende Länge auffallen.

Die Länge der Hülse misst 0,25—0,30, die Breite 0,05—0,06 mm.

Ich erhielt diese Tintinnode am 15. März in zahlreichen Exemplaren; sonst ist sie mir nie wieder vorgekommen.

Tintinnus Anadyomene erinnert durch die allgemeine Form der Hülse an *T. subulatus* Ehrb. (295, Claparède et Lachmann **1.** 205) und an *T. Ussowi* Mereschk. aus dem Weißen Meere (**1.** 160), doch ist die Hülse dieser beiden Species quer geringelt. Viel näher steht unsere Species dem *T. spiralis* Fol, aus der Bucht von Villafranca (21), allein die Hülse des letzteren ist mehr keulenförmig und erweitert sich an ihrer Mündung zu einem Aufsatz und ferner alterniren mit den Spiralbändern Reihen von kleinen Knöpfchen, die bei *T. Anadyomene* nicht vorkommen.

Tintinnus Amphora Clap. et Lachm.

(Taf. 24 Fig. 20.)

Tintinnus Amphora, Claparède et Lachmann, **1.** 199.
» » S. Kent, 606.

Hülse krystallhell, ganz structurlos, vasenförmig, über dreimal so lang wie breit, vorn erweitert, in der Mitte etwas bauchig gedunsen, nach hinten allmählich verschmälert und abgerundet; die Wand der Hülse ist am kragenartig erweiterten vorderen Theil bedeutend verdickt.

Die Länge der Hülse misst 0,10, der Durchmesser des bauchigen Theiles 0,03, die der Mündung 0,04 mm.

Das Thier ist farblos und an einem Exemplar war es mittels eines soliden und am Ende scheibenartig erweiterten Stieles an die Seitenwand des Hülsengrundes befestigt.

Selten und nur in einzelnen Exemplaren.

Die Hülse des von Claparède und Lachmann unter obigem Namen beschriebenen *Tintinnus* ist etwas schlanker als unsere Form und am vorderen Ende weniger erweitert; ferner wird von den genannten Forschern auch die Verdickung des Kragens der Hülse nicht erwähnt. Was Form und Verdickung der Wand des Kragens der Hülse anlangt, so stimmt die neapolitanische Form genau mit Claparède und Lachmann's *Tint. quadrilineatus* (**1.** 201) überein, es fehlen ihr jedoch die charakteristischen Längsfurchen des hinteren Theiles der Hülse dieser Species.

Digitized by Google

Tintinnus Inquilinus Müll. sp. var. *lineatus.*

(Taf. 24 Fig. 21.)

Trichoda Inquilinus, O. Fr. Müller, 216.
Tintinnus Inquilinus, Schrank, Fauna boica, III, 2. 1803, 317.
Vaginicola inquilina, Dujardin, 561.
Tintinnus Inquilinus, Ehrenberg, 294.
» » Claparède et Lachmann, 1. 196.
» » Stein, 4. 153.
» » S. Kent, 604.

Hülse krystallhell, überall gleich dick, cylindrisch, an der Mündung etwas erweitert, nach hinten keilförmig zugespitzt, am Ende gerade abgestutzt; das hintere Ende mit acht symmetrisch vertheilten longitudinalen Furchen, welche noch unterhalb der Mitte der Hülse verschwinden.

Die Länge der Hülse misst 0,07, die Weite der Mündung 0,014 mm.

Ich fand die spärlichen Hülsen entweder ganz leer oder mit eingekapselten Thieren, welche mit einem derben, vorn convexen Deckel nach außen abgeschlossen waren und von ihrer Organisation nur einen ovalen oder nierenförmigen Kern unterscheiden ließen.

Merkwürdigerweise traf ich diese in anderen Meeren (Ost- und Nordsee, Golf von Lyon) sehr häufige Tintinnode sehr selten und nur in einzelnen Exemplaren. Nach Dujardin soll sie bei Cette im Golf von Lyon massenhaft vorkommen, Fol erwähnt sie unter den Tintinnoden, die er bei Villafranca beobachtete, nicht.

Die von mir beobachtete Varietät unterscheidet sich von der Grundform durch die acht longitudinalen Längsfurchen des hinteren Theiles der Hülse, welche von keinem Forscher erwähnt werden.

Codonella beroidea Stein sp.

(Taf. 24 Fig. 1—9.)

Tintinnopsis beroidea, Stein, 4. 154.

Hülse conisch-glockenförmig, mit weiter Mündung und spitz zulaufendem hinteren Ende; Länge und Breite schwankt je nach Individuen ziemlich bedeutend (Fig. 1—3), die Länge zwischen 0,06—0,08, die Breite zwischen 0,05—0,06 mm.

Die spröde, überall gleich dünne Grundsubstanz der Hülse ist zwar hyalin, aber wegen der vielen eingelagerten, kleinen, eckigen Kiesel-

Digitized by Google

plättchen, die hier und da über die Oberfläche vorspringen, nicht ganz durchsichtig. Die kleinen Kieselplättchen sind nicht immer gleich dicht und ganz regellos zerstreut: oft lassen sich ganz regelmäßig angeordnete helle, körnchenlose, kreisrunde Stellen unterscheiden (Fig. 2), als ob die Heranbildung der zellenähnlichen Sculptur der Codonellen-Schalen auch bei dieser Species nicht gänzlich unterblieben wäre, stets finden sich aber von dieser Sculptur nur blasse Andeutungen. — Die Schilderung des Thieres selbst wurde oben ausführlich gegeben und kann hier übergangen werden.

Codonella beroidea ist die gemeinste Tintinnode des Golfes, die im pelagischen Auftrieb nie fehlt, und kaum wird man eine Collozoen-Colonie finden, deren Gallerte nicht mehrere, oft massenhafte Exemplare ankleben. Stein fischte sie in der Ostsee bei Wismar in der Gesellschaft von *Tint. Inquilinus*.

Codonella Urniger n. sp.

(Taf. 24 Fig. 23.)

Hülse langgestreckt-becherförmig; die vordere, größere Hälfte entspricht einem nach vorn sich allmählich erweiternden Becher, dessen Mündung einfach abgestutzt ist, oder nur eine schwache Andeutung von einer Krempe trägt, die hintere, kleinere Hälfte spitzt sich hingegen ziemlich jäh zu einem Stiele zu. Der farblose, hyaline, überall gleich dünnwandige Becher ist aus nicht ganz gleich breiten, queren Ringen zusammengesetzt, die gegen den Stiel allmählich verwaschen und undeutlich werden. Auf der ganzen Oberfläche der Hülse sind kleine, abgerundete, vorragende Kieselkörperchen zerstreut, welche namentlich die Furchen zwischen den Ringen ausfüllen und gegen das hintere Ende zu dichter stehen und auch etwas größer sind, so dass der Stiel von den vielen stark lichtbrechenden Körnchen ganz undurchsichtig wird und bei durchfallendem Licht schwärzlich erscheint.

Länge der Hülse 0,16, Weite der Mündung 0,07 mm.

Ich fand die Hülsen selten und immer leer.

In nächster Nähe zu unserer Species steht *Codonella Campanula* (= *Tintinnus Campanula* Ehrb. unter derselben Benennung bei Claparède und Lachmann, *Codonella Campanella* Haeckel, *Coniocylis Campanula* Fol), welche sich aber (cf. Clap. et Lachm. 207, Pl. 8 Fig. 9; Haeckel 567, Taf. XXVIII Fig. 11—14; Fol 22, Pl. I Fig. 5) von der neapolitanischen Form durch die weit abstehende, breite Krempe unterscheidet; ferner *Codonella Orthoceras* Haeckel (567, Taf. XXVIII

Digitized by Google

Fig. 10), welche sich aber dadurch unterscheidet, dass bei dieser der vor dem zugespitzten Stiel stehende Theil des Bechers kugelig gedunsen ist; immerhin ist es aber möglich, dass fernere Untersuchungen zur Entdeckung von Übergängen zwischen den drei nächst verwandten Formen führen werden.

Codonella ventricosa Clap. et Lachm. sp.

(Taf. 24 Fig. 24.)

Tintinnus ventricosus, Claparède et Lachmann, **1.** 208.

Hülse quadratisch-herzförmig, vorn abgestutzt mit einem ganz schmalen, ringförmigen Aufsatz, welcher viel enger ist, als der bauchige Theil der Hülse, von welchem er sich ganz scharf abhebt. Der Aufsatz ist ganz structurlos, der übrige Theil der Hülse aber enthält dicht an einander gefügte, verhältnismäßig große Kieselkörperchen. Die ganze Hülse ist den Schalen der Difflugien, namentlich der von *Difflugia urceolata* Carter (Leidy 106) sehr ähnlich. — Das Thier wurde weder von Claparède und Lachmann, noch von mir beobachtet; dass aber die leere Schale einer Tintinnode angehört, dafür spricht ihr pelagisches Vorkommen.

Länge der Hülse 0,055, Weite derselben 0,04, die der Mündung 0,03 mm.

Sehr selten und nur einzeln.

Die von Lachmann an den norwegischen Küsten gefischte Hülse ist in allen Dimensionen etwas schlanker, als die neapolitanische.

Codonella Lagenula Clap. et Lachm. sp.

(Taf. 24 Fig. 11, 15, 16.)

Tintinnus Lagenula, Claparède et Lachmann, **1.** 204.

Hülse oval oder fast rund mit einem breiten, kragenförmigen, nach vorn sich erweiternden Aufsatz. Letzterer ist entweder ganz structurlos, oder enthält in seiner hyalinen, steifen Grundsubstanz ganz kleine Kieselpartikelchen und trägt meist vier symmetrisch vertheilte derbe Längsleisten, welche oft aus einer Reihe von Kieselpartikelchen zusammengesetzt sind. Der bauchige Haupttheil der Hülse hat eine zellenähnliche Sculptur, das heißt er ist mosaikartig aus lauter kreisrunden oder verwaschen polygonalen, in der Mitte etwas gewölbten Scheiben zusammengefügt, die im Centrum je ein stärker lichtbrechendes Knöpfchen tragen: nach hinten wird die Mosaik undeutlich und

Digitized by Google

durch unregelmäßig geformte Kieselkörperchen unterdrückt, welche manchmal über den ganzen bauchigen Theil der Hülse zerstreut liegen (Fig. 16). Vom unteren Rande des Aufsatzes entspringen im Inneren der Hülse etwa 12 zugespitzte stachelartige Platten, welche sich, wenn sich das Thier in seine Hülse zurückzieht, gegen einander neigen, einen zugespitzten conischen Deckel bilden (Fig. 11, 15) und den Eingang der Hülse verschließen.

Die Länge der Hülse beträgt 0,08—0,09, die Weite des bauchigen Theiles 0,06, die der Mündung 0,05 mm.

Das Thier ist stets bräunlichgelb gefärbt und hat die Organisation der übrigen Tintinnoden.

Codonella Lagenula ist mit *C. beroidea* die häufigste Tintinnode des Golfes und fehlt im Auftriebe nie; macerirte Hülsen sind in erstaunlicher Menge im Darm der Salpen zu finden.

Die *C. Lagenula* der Nordsee, welche Claparède und Lachmann in äußerst großer Menge in den norwegischen Fjorden fischten, scheint sich durch mehr runde Hülsen von der neapolitanischen Form zu unterscheiden; der charakteristische Verschlussapparat wird von Claparède und Lachmann nicht erwähnt, vermuthlich wurde er nur übersehen. Sehr nahe der *C. Lagenula* steht Haeckel's *C. Galea* von Messina und Lanzarote; bei dieser Art erstreckt sich aber die zellenähnliche Mosaik auch auf den Aufsatz.

Codonella Ampulla Fol. sp.

(Taf. 24 Fig. 10.)

Tintinnus Ampulla, Fol, 20.

Hülse fast kugelförmig, oder nur wenig oval, hinten abgerundet, oder mit einem kleinen, conischen Spitzchen endend, vorn abgestutzt und mit einem sich trichterartig erweiternden breiten ringförmigen Aufsatz, dessen Saum sich etwas umstülpt und eine Krempe bildet. Die Krempe des Aufsatzes ist fein granulirt, der übrige Theil glatt, hyalin. Die bauchige Hülse selbst ist nie ganz structurlos, sondern trägt in regelmäßigen Distanzen ganz ähnliche, wenn auch etwas matter lichtbrechende Knötchen, wie die in der Mitte der Scheibchen der Mosaik, welche die Hülse der *C. Lagenula* zusammensetzen: es macht den Eindruck, als ob die Abgrenzung der Scheibchen unterblieben wäre und nur ihre Centren sich herangebildet hätten. Zu diesen Knötchen treten meist noch feine Kieselpartikelchen, welche über den ganzen bauchigen Theil der Hülse zerstreut sind.

Digitized by Google

Die Länge der Hülse beträgt 0,15, die Weite derselben 0,09, die der Mündung 0,10 mm.

Ich fand nur die leeren Hülsen und auch diese nur spärlich.

Die von FOL bei Villafranca beobachtete Form hat eine ganz glatte Hülse und wurde von FOL in Folge dessen mit Recht in die Gattung *Tintinnus* gestellt; die von mir untersuchten Schalen, die im Übrigen genau mit FOL's Abbildungen übereinstimmen, können vermöge ihrer Structur ihren Platz nur in der Gattung *Codonella* finden und bilden einen sprechenden Beweis dafür, wie unsicher die Grenzen der Gattungen der Tintinnoden sind.

Codonella perforata n. sp.

(Taf. 24 Fig. 12—14.)

Hülse kugelförmig, oder oval, nach hinten etwas conisch zugespitzt, nach vorn abgestutzt, mit einem ansehnlichen Aufsatz, der meist aus zwei gleich breiten Zonen zusammengesetzt ist, welche sich im stumpfen Winkel treffen, dessen Größe sehr verschieden ist: bald ist er verhältnismäßig klein und bildet eine auffallend vorspringende circuläre Kante (Fig. 12), bald ist er sehr groß, so dass die Kante nur angedeutet ist, bald streckt er sich bis zu 180°, und der Aufsatz bildet dann einen einfachen Trichterabschnitt, wie bei *C. Lagenula*. Der bauchige Hauptheil der Hülse hat bis zum hinteren Ende eine zellenähnliche Sculptur, die genau mit der von *C. Lagenula* übereinstimmt. Der Aufsatz hingegen unterscheidet sich bedeutend von dem von *C. Lagenula*: er trägt nämlich etwa acht Reihen von kleinen, ovalen Löchern, eine jede von einem hellen Hof umgeben (Fig. 13, 14), welche aber, wie dies FOL für *Dictyocysta Cassis* angiebt, nur die äußere Lamelle durchbohren und genau mit jenen kleinen Poren übereinstimmen, die sich bei der *Dictyocysta Templum* am bauchigen Haupttheile zwischen den beiden Kränzen von großen Löchern vorfinden.

Die Länge der Hülse beträgt 0,08—0,09, die Weite 0,06—0,07 mm.

Ich fand diese interessanten Hülsen nur selten, in einzelnen Exemplaren und immer leer.

Dictyocysta Templum Haeck.

Dictyocysta Templum, Haeckel, 564.

Von den Dictyocysten kenne ich nur die entleerten Hülsen zweier Species aus dem Darme von *Salpa africana*, *S. pinnata* und *Antedon rosaceus*, die ich mir erst nachträglich zur Untersuchung des Darm-

Digitized by Google

inhaltes von Neapel zusenden ließ. Die eine Species ist mit HAECKEL's *D. Templum* aus Messina und Lanzarote identisch, die andere hingegen, welche der allgemeinen Form, aber nicht auch der Gitterung nach der *D. Mitra* nahe steht, neu; ich behalte mir vor, dieselbe nach specieller Untersuchung zu beschreiben. Aber auch *D. Templum* stimmt nicht in allen Punkten mit HAECKEL's Darstellung überein; von meinen von HAECKEL's Darstellung abweichenden Ergebnissen sei hier, da ich keine Abbildungen mehr geben kann, nur so viel erwähnt, dass sich die Löcher der Hülse nur auf die äußere, oft etwas bräunlich gefärbte Lamelle erstrecken, die farblose innere Lamelle hingegen nicht durchbrochen ist, auf welches Verhalten bereits FOL bei *D. Cassis* aufmerksam machte; ferner, dass die kleinen, regellos zerstreuten Löcher bedeutend kleiner und um Vieles zahlreicher sind, als dies von HAECKEL nach Exemplaren von Messina oder Lanzarote angegeben wird, und genau mit jenen Löchern übereinstimmen, welche den Aufsatz von *Codonella perforata* auszeichnen.

Spastostyla Sertulariarum S. Kent sp.

(Taf. 25 Fig. 1—5.)

Rhabdostyla sertularium, S. Kent, 665.

Neue Art von *Vorticella* auf dem Hydroidpolypen *Aglaophenia*, K. Brandt, 219.

Unter dem Namen *Rhabdostyla* wurde von S. KENT eine neue Gattung der Vorticellinen aufgestellt und deren Diagnose mit folgenden Worten gegeben: »Animalcules solitary, resembling those of Vorticella, but seated on a rigid, unretractile instead of a flexible, contractile pedide« (664). Unter den kurz- und starrstieligen Arten der Gattung wird auch *Rh. sertularium* angeführt, welche S. KENT in der Bucht von St. Clement bei Jersey auf den Hydroidenstöcken von *Aglaophenia Pluma* in großer Anzahl antraf und die er, bis auf die Beschaffenheit des Stieles, ganz charakteristisch abbildete (Atlas, Pl. XXXIV Fig. 3—4). Die in Rede stehende Vorticelline wurde bereits von K. BRANDT auf *Aglaophenia*-Stöcken des Golfes von Neapel entdeckt und auch ich fand sie ganz constant in kleinen Gruppen auf den Becherchen der Hydroiden sämmtlicher Stöcke, die ich untersuchte. Nach dem Vorkommen und der, wie gesagt, bis auf die Beschaffenheit des Stieles ganz charakteristischen Beschreibung und Abbildung S. KENT's kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Vorticelline auf *Aglaophenia Pluma* in der Bucht von Neapel mit der auf demselben Hydroiden bei Jersey

Digitized by Google

vorkommenden Vorticelline identisch ist; in der Gattung *Rhabdostyla* kann sie aber unmöglich bleiben, da sie den Hauptcharakter der Gattung, den steifen Stiel, mit den übrigen Arten nicht theilt, sondern entschieden einen contractilen Stiel besitzt. Am nächsten steht unsere Vorticelline jedenfalls der Gattung *Vorticella*, von welcher sie sich eigentlich nur durch den sehr kurzen, sich bei den Contractionen nicht spiralig windenden Stiel unterscheidet — ein Charakter, den sie mit D'UDEKEM's *Vorticella brevistyla* (2. 9) theilt und welcher wichtig genug erscheint, um die Trennung beider Arten von der Gattung *Vorticella* zu motiviren.

Der Körper ist glockenförmig, unterhalb des wulstigen Peristomsaumes eingeschnürt, gegen die Mitte bauchig aufgetrieben. Das Wirbelorgan ist kurzgestielt, mit flacher Scheibe und ziemlich langen, adoralen Wimpern. Das Vestibulum, der Oesophagus und der Pharynx winden sich in etwa einer halben Spiraltour um die Körperachse; der spindelförmige Pharynx ist etwas unterhalb der Mitte der Glocke (Fig. 1) und drängt seinen Inhalt durch einen ganz kurzen Canalabschnitt in das Entoplasma. Bei geöffnetem Mund präsentirt sich die segelartig gespannte undulirende Membran, welche als solche bei den Vorticellinen zuerst von BÜTSCHLI (4. 67) erkannt wurde, in der bekannten Form einer zugespitzten, gebogenen Borste (Fig. 2).

Die Längsachse des Thieres misst 0,045—0,055, die Querachse 0,04—0,05 mm.

Beim Zusammenschnellen nimmt der Körper eine runde Form an (Fig. 3, 4, 5); der sich sphincterartig zusammenschnürende Peristomsaum springt nie nabelartig vor und lässt meist eine kleine circuläre Öffnung offen, aus welcher die Spitzen der adoralen Wimpern in einem pinselartigen Bäuschchen hervorragen (Fig. 3).

Die contractile Vacuole findet sich etwas unterhalb des Peristomsaumes. Der hufeisenförmige Kern liegt quer; er besteht aus einer gleichmäßig granulirten äußeren Schicht und aus den vielfach erwähnten hell umrandeten, runden Binnenkörperchen; an gefärbten Präparaten konnte ich in der Mitte der Concavität des Kernes einen ovalen Nebenkern ganz deutlich unterscheiden (Fig. 5).

Das Protoplasma selbst ist ganz farblos und enthält stets 6—8, selten weniger oder um einige mehr Zooxanthellen, welche von K. BRANDT des Näheren untersucht wurden und nach dem genannten Forscher mit denen der Radiolarien und Siphonophoren übereinstimmen, von den mehr bräunlichen Zooxanthellen der Anthozoen aber sich nicht unerheblich unterscheiden. An gefärbten Exemplaren lässt sich

Digitized by Google

der Kern der Zooxanthellen ganz deutlich unterscheiden (Fig. 5). Bei der Theilung werden auch die Zooxanthellen für die zwei Theilungssprösslinge in zwei Gruppen getheilt. Nie sah ich *Spastostyla Sertulariarum* geformte Nahrungstheile, sondern stets nur Wasser verschlingen.

Die zarte Cuticulaschicht wird von S. KENT als fein quer geringelt angegeben; mir ist die Ringelung nicht aufgefallen — möglich, dass ich sie nur übersehen.

Was nun den Stiel anlangt, so ist er, wie schon erwähnt, durchaus nicht starr, sondern — wenn auch vermöge seiner Kürze nicht in auffallendem Grade und zu keiner Spiralwindung fähig — doch entschieden flexibel und contractil. Die ganze Länge des verhältnismäßig dicken Stieles übertrifft kaum die der Längsachse des Körpers; er ist in seiner ganzen Länge ziemlich gleich dick und breitet sich an seinem Distalende in eine kreisrunde Ansatzscheibe aus. Die Cuticula des Stieles zeigt, wie die mancher Zoothamnien und Carchesien, gewöhnlich unregelmäßige Querfalten (Fig. 1, 3, 5), welche sich bei den Contractionen vermehren und tiefere Ringe bilden. Die Achse des Stielcanals durchzieht ein wohl entwickeltes elastisches Band, der sogenannte Stielmuskel, welcher auch in einer Figur von K. BRANDT (Taf. 19 Fig. 48) angegeben ist und welcher etwas vor dem Distalende des Stieles aufhört. Wie bei allen contractilstieligen Vorticellinen wird der Stielmuskel von einer dünnen, granulirten Plasmaschicht umhüllt. Selten wird der Stiel gerade ausgestreckt angetroffen, meist ist er etwas bogen- oder S-förmig gekrümmt; beim Zusammenschnellen verkürzt und krümmt sich der Stiel nur unbedeutend und das Thier macht dabei nickende Beugungen.

Zoothamnium Mucedo n. sp.

(Taf. 25 Fig. 6—13, 15.)

Die zierlichen Bäumchen dieser Vorticelline überziehen in wirklich erstaunlicher Menge die verschiedensten Algen und Thiere des Golfes, und es ist wohl kein anderes Infusionsthier, welches sie an Massenhaftigkeit übertrifft. Ceramien unter den Algen und verschiedene Hydroidenstöcke werden von ihm oft wie mit einem dichten Schimmel überwuchert; aber auch verschiedene Molluskenschalen und Crustaceen dienen ihm zur Ansiedlung; eine *Caprella aequilibra*, welche Dr. PAUL MAYER mir abzutreten die Güte hatte, ist so dicht überzogen, dass ihre Körperumrisse durch die 1—2 mm dicke schimmelartige Schicht so zu sagen verdeckt werden. Nicht immer bestehen aber diese schimmelartigen Überzüge ausschließlich aus *Zoothamnium Mucedo*, oft gesellt

Digitized by Google

sich zu demselben *Z. alternans*, welches hin und wieder auch für sich selbst Überzüge bildet, doch scheint es immerhin viel seltener zu sein, als *Zoothamnium Mucedo*. Während andere Zoothamnien, wie die meisten Vorticellinen, im abgestandenen, faulenden Wasser sehr bald zu Grunde gehen, konnte ich *Z. Mucedo* mehrere Wochen hindurch im abgestandenen Seewasser beobachten: sie verließen aber ihre Stiele, siedelten auf die Oberfläche des Wassers über und bildeten hier eine verkümmerte Generation von kleinen Exemplaren, die entweder einzeln blieben (Fig. 6) oder kleine Stöcke von meist nur zwei Individuen bildeten (Fig. 10).

Die gewöhnliche Stockform des *Z. Mucedo* ist — wie bei *Epistylis plicatilis* — ein wiederholt und ziemlich regelmäßig dichotomisch verzweigtes Bäumchen, welches oft eine Länge von 1,0 mm und darüber erreicht und oft über hundert Zooïden trägt.

Die Zooïden sind langgestreckt glocken- oder cylindrisch trichterförmig, in der Mitte nur wenig bauchig gedunsen, unterhalb des Peristomsaumes unbedeutend eingeschnürt. Im Ganzen erinnert die allgemeine Form sehr an *Epistylis plicatilis*, und die Ähnlichkeit wird dadurch nur noch größer, dass sich das Stielende beim Zusammenzucken, ganz wie bei *Epistylis plicatilis*, ringförmig faltet (Fig. 6). Der Peristomsaum ist ziemlich breit und dick; die Scheibe des kurzgestielten Wirbelorgans ist gewölbt; die doppelte Spiraltour der langen adoralen Wimpern ist oft von einem Ringwulst umwallt (Fig. 12). Beim Verschließen des Peristoms bildet die Spitze des Peristomsaumes gewöhnlich einen nabelartigen Vorsprung (Fig. 6, 12, 15) und legt sich in radiäre Falten (Fig. 6, 13); sehr dicht stehen diese Falten am Peristomsaum in Theilung begriffener Zooïde (Fig. 7). Die hintere Spitze des Pharynx reicht etwa bis zur Mitte des Körpers; der ganze Schlingapparat bildet kaum eine halbe Spiraldrehung.

Die contractile Vacuole liegt hoch oben im Wirbelorgan und mündet in den vordersten Theil des Vestibulum.

Der hufeisenförmige Kern liegt unterhalb des Peristomsaumes. Er besteht aus einer gleichmäßig granulirten äußeren Schicht, welche die hell umrandeten, runden Binnenkörperchen umhüllt (Fig. 8); in der Mitte seiner Concavität liegt ein kleiner, ovaler Nebenkern. Auf Zusatz von verdünnter Essigsäure erscheint die Substanz des sich theilenden Kernes wie von feinen Fäden durchflochten, während im biscuitförmig gestreckten Nebenkern gerade Streifen auftreten, die an den Polen am deutlichsten sind und gegen die sich einschnürende Mitte allmählich verschwinden (Fig. 9).

Digitized by Google

Die Cuticularschicht ist meist deutlich fein geringelt; das Ectoplasma vom Entoplasma nicht scharf abgesetzt. Das fein granulirte, hyaline Plasma spielt oft etwas ins Gelbliche und enthält außer den Nahrungsvacuolen gewöhnlich mehrere, unregelmäßig zerstreute, stärker lichtbrechende runde Körperchen.

Die Zooïden, welche, ausgerüstet mit dem hinteren Wimperkranz, den Stiel zu verlassen sich anschicken, verkürzen sich bedeutend in ihrer Längsachse Fig. 11) und erlangen und behalten während des freien Umherschwärmens eine fast quadratische oder scheibenartig abgeflachte Form.

Die Zooïde ein und desselben Stockes sind zwar nicht genau gleich groß, ihre Länge schwankt im ausgestreckten Zustande zwischen 0,06—0,09 mm, jedoch finden sich nie jene kolossalen, knollenförmigen Individuen, wie sie für *Z. alternans* ganz charakteristisch sind: allerdings findet man sehr häufig runde Cysten an den Stöcken, diese gehören aber nicht zum *Zoothamnium*, sondern sind Cysten des oben beschriebenen räuberischen *Amphileptus Claparèdii* (Fig. 14—16). Häufig traf ich Rosetten von 4—8 kleinen Zooïden, welche von gewöhnlichen Individuen durch wiederholte Theilung entstanden und berufen sind, mit größeren Zooïden die knospenförmige Conjugation einzugehen. Von letzterem Process kann ich nur so viel erwähnen, dass die kleinen Zooïde ohne Zurücklassung der entleerten Cuticula gänzlich mit den größeren verschmelzen.

Der lange Stiel ist im gestreckten Zustande, wenigstens bei jüngeren, nicht überreich verzweigten Stöcken, glatt, sein Distalende, namentlich bei reichverzweigten Stöcken, verschmälert, vor dem Endscheibchen oft eingeschnürt (Fig. 12, 15). Der gemeinschaftliche Hauptstamm älterer Stöcke ist oft ungleichmäßig quer gerunzelt, hier und da fein längsgestreift und ganz starr, auch oft mit einem bräunlichen Niederschlag bedeckt und mit leptothrixartigen Fäden, auch wohl mit Diatomeen bewachsen. An der Stelle der Bifurcation ist der Stiel oft erweitert und durch eine scharfe circuläre Linie markirt (Fig. 12); jene regelmäßige Articulation des Stielgerüstes aber, wie dies Claparède und Lachmann für den nahe verwandten *Z. nutans* (1. 105) als charakteristisch hervorheben, ist entschieden nicht vorhanden.

Der Stielmuskel zeigt die charakteristische Verzweigung aller Zoothamnien, wiederholt mithin die des Stieles, und bildet innerhalb des dichotomisch verzweigten Stielcanals ein eben so verzweigtes zusammenhängendes Band, welches, wie bei allen Vorticellinen, von einer dünnen, granulirten Plasmaschicht umhüllt wird. Da der Stielmuskel

Digitized by Google

nicht in der Achse dieses Plasmastranges liegt, sondern auch im gestreckten Zustande eine weit ausgezogene Spirale bildet und sein Contour einen leichten, aber regelmäßig welligen Verlauf hat, so ist der gerade verlaufende Plasmastrang nicht der ganzen Länge nach sichtbar, sondern erscheint alternirend auf der rechten und linken Seite des Stielmuskels, wie wenn er bloß die Concavität der Wellenlinie ausfüllen möchte (Fig. 12). Der gemeinsame untere Theil des Stieles entbehrt bei älteren Stöcken gewöhnlich des Stielmuskels und ist ganz starr; aber auch bei wenig verzweigten Stöcken oder selbst auch bei verkümmerten solitären Individuen, die man im abgestandenen Wasser, in welchem die Algen, an welchen die Zoothamnien angesiedelt waren, faulen, oft massenhaft antrifft, ist oft in einem, zuweilen im größten Theil des Stieles die Ausbildung des Muskels unterblieben (Fig. 6). Es ist nicht unmöglich, dass die im faulenden Seewasser vorkommende solitäre Form des *Z. Mucedo* bereits von O. Fr. Müller beobachtet und unter dem Namen *Vorticella putrina* beschrieben wurde, von welcher die Diagnose lautet: »*Vorticella simplex*, apice retractili, pedunculo rigido« (311). Sehr leicht können derlei solitäre Individuen oder Familienstöcke mit nur am oberen Ende contractilem Stiel für *Epistylis plicatilis* gehalten werden, welche ich übrigens im Golfe nicht antraf. Beim Zusammenschnellen winden sich die Stiele, wie die von *Z. nutans* (Claparède und Lachmann, **1.** 106), meist nur zickzackförmig und die Cuticula des Stieles legt sich gewöhnlich in enge Ringfalten; die zickzackförmigen Biegungen des Stieles kann ich aber durchaus nicht für charakteristisch halten, da sich der Stiel, namentlich kräftiger solitärer Individuen, auch ganz eng aufrollen kann (Fig. 13).

Ich habe mir Mühe gegeben die Identität des im Golf von Neapel so massenhaft vorkommenden *Zoothamnium* mit irgend einer bereits beschriebenen Species nachzuweisen; da mir aber dies mit wünschenswerther Sicherheit nicht gelang, so zog ich es vor die neapolitanische Species mit dem Namen *Z. Mucedo* zu bezeichnen. Unter den Vorticellinen mit contractilem Stiel sind bekanntlich zwei Gattungen, welche baumartig verzweigte Colonien bilden, von denen einige Formen bereits den ersten Forschern, möglicherweise schon Leeuwenhoek, sicher aber Trembley, Baker, Brady, Bonnet, Eichhorn, Pallas, O. Fr. Müller bekannt waren und von O. Fr. Müller alle dem Genus *Vorticella* einverleibt wurden. Erst Ehrenberg gründete für sie die Gattung *Carchesium* und die von Bory de St. Vincent bereits 1824 aufgestellte, aber erst von Ehrenberg enger umschriebene Gattung *Zoothamnium*, welche sich dadurch unterscheiden sollen, dass bei der

Digitized by Google

ersteren »alle gestielten Körper gleichförmig«, bei letzterer hingegen von »verschiedener Körperform« sind (261). Nach dieser Charakteristik wären also alle colonienbildenden Vorticellinen mit contractilen Stielen, deren Zooïden gleiche Größe haben, Carchesien, und nur jene könnten der Gattung *Zoothamnium* angehören, deren Familienstöcke zwischen den Zooïden von gleicher Größe auch colossale knollenförmige Zooïde besitzen. Stein gebührt das Verdienst nachgewiesen zu haben, dass der Unterschied zwischen den beiden Gattungen der baumförmige Colonien bildenden Vorticellinen mit contractilem Stiel nicht in der Ab- oder Anwesenheit der knollenförmigen großen Zooïden — die überhaupt nicht bei allen Zoothamnien vorkommen — sondern im Verhalten des Stielmuskels liegt. Bei *Carchesium* hängen die Stielmuskeln der einzelnen Zooïde nicht zusammen: »Die Hauptachse des ganzen Stockes wird von der Basis bis zu der in einem Individuum endigenden Spitze von einem ununterbrochenen Canal und Stielstreifen durchlaufen; dasselbe gilt von jeder Nebenachse, aber der Canal und Stielstreif der Hauptachse und ihrer Nebenachsen, so wie der Nebenachsen verschiedener Ordnungen stehen mit einander in gar keiner Communication« (2. 82); bei *Zoothamnium* hingegen »durchzieht den Stamm und sämmtliche Äste des Stockes ein zusammenhängendes Canalsystem und der Stielstreif theilt sich an jeder Gabelstelle des Stockes ebenfalls gabelförmig, so dass sämmtliche Stielstreifen mit einander im Zusammenhang stehen und die der Äste nur unmittelbare Ausläufer von dem Stielstreifen des Stammes bilden« (2. 83). Die Richtigkeit dieser Auffassung wurde von allen neueren Forschern bestätigt. Da man aber vor Stein's Untersuchungen auf das charakteristische Verhalten des Stielmuskels nicht geachtet hatte, die knollenförmigen großen Zooïde aber bei der Gattung *Zoothamnium* durchaus nicht constant vorkommen, so lässt sich nicht ausschließen, dass unser *Zoothamnium Mucedo*, dessen Stockbildung ganz an die des *Carchesium polypinum* erinnert und welches keine knollenförmigen Zooïde besitzt, schon längst beobachtet, aber für *Carchesium polypinum* gehalten wurde. Wenn wir nun das massenhafte Vorkommen des *Z. Mucedo* im Golfe von Neapel in Betracht ziehen und darauf die Vermuthung stützen, dass es auch in anderen Meeren nicht fehlen dürfte; ferner, dass von älteren Forschern (Ellis, Baster, Slabber, O. Fr. Müller) eine coloniebildende Vorticelline mit contractilem Stiel vielfach in der See auf Algen, Corallinen, Austern und Krebsen gefunden wurde, welche Ehrenberg sämmtlich für *Carchesium polypinum* hält (278), das er selbst auf Seealgen bei Wismar und Christiania beobachtet, wohin-

Digitized by Google

gegen neuere Forscher Zoothamnien wohl, aber kein *Carchesium* aus der See erwähnen: so scheint es mir geradezu wahrscheinlich, dass das *Carchesium polypinum* der Ost- und Nordsee und des Mittelmeeres (*Vort. polypina* Linné, Syst. nat. ed. XII, 1767, vgl. Ehrenberg 278) mit *Zoothamnium Mucedo* identisch ist; und Dujardin hat wahrscheinlich Recht, wenn er behauptet (522), dass Ehrenberg's *Carchesium polypinum* mit O. Fr. Müller's *Vorticella polypina*, die Altmeister O. Fr. Müller ausschließlich im Seewasser gefunden, nicht identisch ist, und mit Unrecht den Speciesnamen »*polypinum*« führt.

Unter den bis jetzt bekannten Zoothamnien stehen unserem *Z. Mucedo* am nächsten: *Z. Arbuscula* Ehrb. (289, Stein **4.** 131) aus Süßwasser, *Z. elegans* d'Udek. aus Süß- und Seewasser bei Ostende, *Z. nutans* Clap. et Lachm. (**1.** 105) aus den Fjorden von Bergen, und *Z. marinum* Mereschk. (**1.** 157) aus dem Weißen Meere. Was *Z. Arbuscula* betrifft, so muss ich bemerken, dass die von Stein aus einem Karpfenteiche bei Prag untersuchten Exemplare mit der Ehrenberg'schen Art nicht identisch zu sein scheinen: bei den Prager Stöcken fehlen nämlich die großen, knollenförmigen Zooïden, die nach Ehrenberg selbst schon bei kleinen Bäumchen vorkommen — und die bereits von Trembley, Baker, Brady, Mitchell, Bonnet, Pallas und Eichhorn beobachtet wurden — gänzlich; ferner ist die contractile Vacuole unterhalb des Peristomsaumes, während sie nach Stein in der Scheibe des Wirbelorgans liegt; endlich fand Stein die Stöcke stets wiederholt dichotomisch verzweigt, während die gewöhnliche, wenn auch nicht constante Stockform der Ehrenberg'schen Art, laut der Diagnose, eine Doldentraube ist (»ramis racemoso umbellatis«), welche Stein niemals vorgekommen ist. Die angeführten Unterschiede sind wohl genügend, um die beiden Formen und auch das neapolitanische *Zoothamnium*, welches mit der von Stein nur gelegentlich und ohne Abbildung kurz charakterisirten Form übereinstimmt, für verschieden zu halten. Aber auch mit *Z. elegans*, *Z. nutans* und *Z. marinum* kann ich nach den Angaben der genannten Forscher das neapolitanische *Zoothamnium* nicht für identisch halten: da die contractile Vacuole der ersteren unter dem Peristomsaum liegt, der Stiel der zweiten aber, welche stets nur in solitären oder nur von zwei Zooïden gebildeten Stöcken beobachtet wurde, regelmäßige Articulationen zeigt, der Kern der letzten Art aber nicht hufeisenförmig ist, sondern eine ovale Form hat. Jedenfalls sind aber alle diese »Arten« sehr nahe verwandt und möglicherweise dürften weitere Forschungen ergeben, dass sie nur Varietäten einer sehr weit verbreiteten Art entsprechen.

Digitized by Google

Die Gattung *Cothurnia*.

(Taf. 25 Fig. 17—29.)

Es ist keine leichte Aufgabe, sich in dem Gewirr der Formen der Ophrydinen mit solider Hülse, welche von EHRENBERG (292) auf zwei (*Vaginicola* und *Cothurnia*), von S. KENT aber (623) auf sieben Gattungen (*Vaginicola*, *Thuricola*, *Cothurnia*, *Pyxicola*, *Pachytrocha*, *Stylocola*, *Platycola*) vertheilt wurden[1] und deren Artenzahl sich nach dem eben genannten Autor bereits auf 48 beläuft, zurecht zu finden, und es dürfte nicht unpassend sein, der kurzen Beschreibung der von mir im Golfe von Neapel gefundenen Formen einen Blick auf die ganze Gruppe vorauszusenden.

Was Form und Organisation der Thierchen selbst anlangt, so herrscht eine Gleichförmigkeit, welche eine Unterscheidung der Arten nach deren Weichkörper — was doch zu wünschen wäre — ganz unmöglich erscheinen lässt. Die Organisation stimmt — wie dies aus den Untersuchungen von EHRENBERG, STEIN, CLAPARÈDE und LACHMANN, D'UDEKEM, GREEFF, GRUBER und Anderer zur Genüge bekannt ist — genau mit der der Vorticellinen überein: der Körper sämmtlicher Vaginicolen und Cothurnien (im Sinne EHRENBERG's) ist kurz gesagt die einer Vorticelle, welcher der extremste Grad der Contractilität zukommt. Um nicht längst Bekanntes unnöthig zu wiederholen, begnüge ich mich mit diesem Vergleich und mit dem Hinweis auf die Abbildungen. Auch die Fortpflanzung stimmt genau mit der von Vorticellen überein, wobei zu bemerken ist, dass beide Theilungssprösslinge oft auf längere Zeit in der mütterlichen Hülse bleiben, so dass man oft mehr Zwillinge als solitäre Individuen antrifft (Fig. 20, 25, 28). Die hinausschwärmenden Individuen erhalten den sämmtlichen Vorticellinen zukommenden hinteren Cilienkranz (Fig. 22, 23) und schwärmen einige Zeit stürmisch umher, um sich dann festzusetzen und die eigene Hülse auszuscheiden (Fig. 24). Die Stelle, wo sich bei den Schwärmern der Cilienkranz befand, ist oft noch an ganz ausgebildeten Individuen durch eine scharfe circuläre Leiste markirt (Fig. 19, 21). Als Unterschied in der Organisation könnte ich — die weiter unten noch zu erwähnenden Deckel ausgenommen — höchstens den Grad der Contractilität anführen, welcher je nach den Arten wechselt und das Extrem wohl bei *Co-*

[1] Die von den Vaginicolen und Cothurnien vielfach abweichenden Lagenophryen lasse ich hier ganz unberücksichtigt.

Digitized by Google

thurnia crystallina (Fig. 25) und *Vaginicola decumbens* erreicht, welche sich bis über die Hälfte aus der Hülse vorstrecken können; ferner die Form des Kernes, welcher bei sämmtlichen Cothurnien und Vaginicolen ein langgestrecktes Band bildet (Fig. 17—28), während er bei einer kleinen Gruppe der Cothurnien, zu welcher ich die auf Cyclopen und *Gammarus* schmarotzende *Cothurnopsis imberbis* (= *Vorticella folliculata* O. Fr. Müller, *Cothurnia imberbis* Ehrb. [1]), so wie die auf dem Flusskrebs schmarotzende *Cothurnopsis Astaci* St., *C. Sieboldii* St. und *C. curva* St. rechne — hufeisen-, oder sogar ganz kurz nieren-, oder fast eiförmig ist.

Die große Einförmigkeit in der Organisation der Thiere selbst veranlasste Ehrenberg die von ihm gekannten bepanzerten Ophrydynen — zu welchen er auch die Gattung *Tintinnus* zog — nach dem Fehlen, respective Vorhandensein des Stiels des Panzers in zwei Gattungen: *Vaginicola* (Panzer stiellos) und *Cothurnia* (Panzer gestielt) einzutheilen (292). Da bereits von Dujardin (564) und später von Stein (2. 38) darauf hingewiesen wurde, dass das Fehlen und Vorhandensein des Stieles der Hülse bei der Eintheilung in Gattungen für keinen constanten Charakter anzusehen sei, da auch *Vaginicola crystallina* eben so oft mit sitzender, wie mit kurz gestielter Hülse angetroffen wird und außerdem die Zooïde oft noch innerhalb der Hülse einem kürzeren oder längeren Stiel aufsitzen (Fig. 25, 26, 27), so wurde von Claparède und Lachmann die Gattung *Vaginicola* für Ehrenberg's *V. decumbens* reservirt, bei welcher die Hülse, wie bei *Freia*, der Länge nach der Unterlage aufsitzt, während alle jene Ophrydinen mit solider Hülse, welche gestielt oder ungestielt mit dem hinteren Ende der Hülse festsitzen, in die Gattung *Cothurnia* vereinigt wurden (1. 122). Indem ich die Gattung *Vaginicola* und *Cothurnia* im Sinne von Claparède und Lachmann nehme, muss ich betreffs der zweiten Gattung bemerken, dass in derselben zwei scharf unterscheidbare Formen vereinigt sind, welche getrennt werden müssen. Bei einem, und zwar dem überwiegenden Theil der Cothurnien wird nämlich die Hülse stets von einem stielrunden, glatten, soliden Stiel getragen, welcher bei gewissen Formen von *C. crystallina* auch fehlen kann; bei dem anderen, kleineren Theil hingegen ist der stets gekrümmte, dicke, gegen das Distalende sich verjüngende Stiel tief quer gerunzelt und innen oft deutlich längsgestreift, ganz wie der Stiel

[1] Die einzige präcise Beschreibung dieses mit den echten Cothurnien vielfach verwechselten Infusionsthieres findet sich bei Stein (2. 86).

Digitized by Google

mancher Opercularien. Die hierher gehörigen Cothurnien — *C. Astaci*, *C. Sieboldii*, *C. curva* Stein und wohl auch die der letzteren sehr nahe stehende *C. gracilis* S. Kent — unterscheiden sich von den übrigen Cothurnien, wie bereits erwähnt, auch durch den kurzen hufeisen- oder nierenförmigen Kern und bilden auch eine durch ihre Lebensweise charakterisirte Gruppe, da sie als Commensalen stets auf Crustaceen leben, während die echten Cothurnien untergetauchten Pflanzen, Steinen, seltener Muschelschalen, Hydroiden und Ascidien aufsitzen. Ich schlage desshalb vor, die Cothurnien mit hufeisen- oder nierenförmigem Kern und quergerunzeltem Stiel von den Cothurnien mit langem, bandförmigen Kern und stielrundem, glatten Stiel zu trennen und in die Gattung *Cothurnopsis* zu vereinigen[1].

Außer den drei erwähnten scheint mir die Aufstellung von mehreren Gattungen nicht motivirt. DE FROMENTEL's kurz beschriebene Gattung *Stylocola* (*Stylocola striata* und *St. Ampulla*), bei welcher das Thier durch viele fadenförmige Fortsätze an den Grund der Hülse fixirt sein soll, bedarf, wie dies S. KENT mit Recht hervorhebt (730), der ferneren Untersuchung: mir scheinen die beiden DE FROMENTEL'schen Arten in den Formenkreis von *Cothurnia crystallina* zu gehören. Aber auch die von S. KENT aufgestellten drei Gattungen *Thuricola*, *Pyxicola* und *Pachytrocha*, deren Hülsen mit einer dem vorderen Theil der Hülse aufsitzenden Klappe (*Thuricola*), oder dem Thiere selbst angehörigen Deckel (*Pyxicola*, *Pachytrocha*) verschlossen werden können, sind unhaltbar; denn die Thiere, welche diese Verschlussvorrichtungen besitzen, stimmen in allen anderen Beziehungen mit anderen Gattungen, ja sogar mit gewissen Arten so vollständig überein, dass sie im ersten Falle nur für Arten, im zweiten aber sogar nur für Varietäten gehalten werden können. So stimmen z. B. die von S. KENT unter den Namen *Thuricola valvata* (= *Vaginicola valvata* Wright, *Cothurnia valvata* d'Udekem), *Thuricola folliculata* — welche gewiss verschieden ist von O. FR. MÜLLER's *Vorticella folliculata*, die mit *Cothurnopsis imberbis* identisch ist — ferner *Th. operculata* (= *Cothurnia operculata* Gruber) beschriebenen Arten genau mit *Cothurnia crystallina* überein, deren Varietäten sie bilden, und man kann sich leicht überzeugen, dass diese so

[1] Für diese Gattung wäre wohl der von LAMARCK bereits im Jahre 1816 gebrauchte Name *Folliculina* anzuwenden, allein LAMARCK's Gattung enthält außer *Cothurnopsis imberbis* (*Folliculina folliculata*) auch eine Tintinnode (*T. vaginata*), ferner die *Freia Ampulla* (*F. Ampulla*), und da S. KENT den LAMARCK'schen Namen für die Gattung *Freia* wieder einführte (596), war es nothwendig, einen neuen zu wählen.

Digitized by Google

gemeine und überall verbreitete, zum Variiren überaus geneigte Ophrydine ganz so, wie *Freia elegans* nach STEIN's Angabe (4. 291) auf einem und demselben Standort, oft auf demselben Algenfaden bald ohne, bald mit einer Klappe versehen vorkommt. Die auf Cyclopen vorkommenden Exemplare von *Cothurnopsis imberbis* sind stets ohne Deckel, während ich dieselbe Form an den Kiemenblättern von *Gammarus Pulex* immer mit einem Deckel versehen antreffe. Von *Cothurnia curvula* des Golfes von Neapel fand ich stets deckellose Exemplare, während die mit der neapolitanischen Art im Übrigen genau übereinstimmenden Exemplare der Kochsalzteiche zu Torda und Szamosfalva in Siebenbürgen oft, aber nicht immer, einen mit dem von *C. socialis* Grub. übereinstimmenden Deckel besitzen (1. 20). Ohne mich weiter hierauf einzulassen, glaube ich, dass die angeführten Beispiele genügend bezeugen, dass das Vorhandensein von Klappen oder Deckeln als Charakter zur Aufstellung von Gattungen unbrauchbar ist.

Die structurlose, chitinartige Hülse der im oben angegebenen Sinn umschriebenen Gattung *Cothurnia* — mit welcher wir uns in den folgenden Zeilen allein befassen wollen — ist je nach dem Alter bald ganz farblos, bald bräunlich bis tief braun gefärbt: auf die Farbe der Hülse kann mithin kein Gewicht gelegt, und höchstens nur so viel bemerkt werden, dass gewisse Arten meist ganz farblos bleiben, oder nur eine blass bräunliche Farbe annehmen (z. B. *C. crystallina*, *C. compressa*). Die Form der Hülse ist die eines Schlauches; nach vorn abgestutzt, nach hinten abgerundet, oder zugespitzt; oft ganz cylindrisch, oft nach vorn erweitert, oder im Gegentheil verengt; in der Mitte, oder in der hinteren Hälfte oft bauchig aufgetrieben. Alle diese Verschiedenheiten der Form kommen bei einer und derselben Species vor und bilden keine brauchbaren Artcharaktere. Als einen solchen betrachte ich die mehr oder minder ausgesprochene retortenartige Krümmung des halsartigen vorderen Theiles mit leichter Torsion der ganzen Hülse um ihre Längsachse, wie bei *C. curvula* (Fig. 17, 18), ferner die beiderseitige Zusammendrückung der Hülse, wie bei *C. compressa* (Fig. 28, 29). Freilich kommen auch bei *C. crystallina*, welche gewöhnlich eine gerade Hülse besitzt, Exemplare mit leicht gekrümmten Hülsen (Fig. 26, 27) vor, und eine schwache Zusammendrückung der Hülse kommt sehr vielen Cothurnien zu.

Bei nicht wenigen Cothurnien trägt die Hülse gegen die Mitte oder unterhalb derselben 2—3, seltener mehr, quere, ringförmige Einschnürungen: hierher gehören namentlich *Cothurnia nodosa* Clap. et Lachm. (= *C. Pupa* Eichw., *C. Cohnii* S. Kent), *C. pontica* Mereschk. und

Digitized by Google

C. socialis Grub. Auch dieser Ringelung der Hülse kann kein specifischer Werth zugeschrieben werden, da die Ringe bei einer und derselben Art (z. B. *C. curvula*, *C. nodosa*, *C. crystallina*, Taf. 25 Fig. 17—22, 25—27) bald gänzlich fehlen, bald nur schwach angedeutet, bald scharf ausgeprägt sind.

Ich habe im Golfe von Neapel vier Arten, das heißt solche Formen von Cothurnien angetroffen, zwischen welchen ich keine Übergänge constatiren konnte und die hier kurz beschrieben werden sollen.

Cothurnia crystallina Ehrbg. sp.[1].

(Taf. 25 Fig. 25—27.)

Trichoda ingenita, O. Fr. Müller, 219.
Vaginicola crystallina, Ehrenberg, 295.
» » Stein, **1.** **2.** 37.
» » } Perty.
» *grandis* }
» *crystallina*, Eichwald, **3.** 120, **4.** 124.
» *pedunculata*, Eichwald, **3.** 124.
Cothurnia crystallina, Claparède und Lachmann, **1.** 122.
» » } d'Udekem, **2.** 24, 28.
» *gigantea* }
» *crystallina* } Cohn, 294.
» *maritima* }
» *grandis*, Mereschkowsky, **1.** 216.

In der Form der Hülse herrscht die größte Mannigfaltigkeit: sie ist bald ganz cylindrisch, bald langgestreckt fingerhut-, bald schlauch- oder keulenförmig, ganz gerade oder etwas gekrümmt (Fig. 26, 27); nach vorn oft erweitert (Fig. 25), oft verengt, mit etwas ausgeschlagenem Saum der Mündung; unterhalb der Mitte bauchig gedunsen. Die Contourlinie der Hülse ist entweder ganz glatt oder unregelmäßig wellenförmig; nicht selten sind unterhalb der Mitte ganz schwach oder stärker ausgeprägte Querringe (Fig. 27), manchmal seichte quere Einschnürungen fast symmetrisch vertheilt (Fig. 25). Das Ansatzende der Hülse ist meist gerade abgestutzt und sitzt mit einer breiten Fußplatte auf (Fig. 25, 27); oft wird aber die Hülse von einem ganz kurzen Stiel getragen, welcher sich mit der Hülse mittels einer

[1] Ich habe hier nur die wichtigere Litteratur und namentlich jene angeführt, welche sich auf die von mir beobachtete und auf marine Formen bezieht.

Digitized by Google

knopfförmigen Anschwellung verbindet (Fig. 26). Nicht selten ist das Thier selbst innerhalb seiner Hülse kürzer oder auch länger gestielt und mit dem Stiel ebenfalls durch eine knopfförmige Anschwellung verbunden (Fig. 25); solche Exemplare wurden von EICHWALD unter dem Namen *Vaginicola pedunculata* beschrieben. Die Hülsen sind entweder ganz farblos oder schwach bräunlich.

Die Länge der Hülsen variirt zwischen 0,15—0,20 mm; die letzteren großen Exemplare sind jene Formen, welche von PERTY unter dem Namen *Vaginicola grandis*, von D'UDEKEM unter *Cothurnia gigantea* als besondere Species beschrieben wurden; da sich aber sowohl zwischen den angeführten Formen, als auch zwischen den verschiedenen Größen der Hülsen alle Übergänge vorfinden, muss ich mich entschieden STEIN's Ansicht (2. 38) anschließen und mich gegen die Auflösung von *C. crystallina* in mehrere Species erklären. — Die Thiere selbst zeichnen sich durch große Contractilität aus, im gestreckten Zustande können sie sich bis über die Hälfte aus der Hülse vorstrecken.

Ich fand *C. crystallina* ziemlich häufig auf verschiedenen Algen, am häufigsten aber an den mit Vegetation überwucherten Steinen der Santa Lucia, wo sie in Gesellschaft von *Freia Ampulla* und *Vorticella nebulifera*, ferner von *Haliphysema Tomanowiczii* und der kleinen Ascidie *Perophora Listeri* vorkommt und namentlich dem Rande der genannten Ascidie in großer Menge aufsitzt. Andere marine Fundorte sind: die Ostsee, wo sie O. Fr. MÜLLER bei Kopenhagen vor hundert Jahren entdeckte; ferner der Finnische Meerbusen, von wo sie von EICHWALD erwähnt wird; MERESCHKOWSKY beobachtete die große Form, die *C. gigantea*, im Weißen Meere; FRESENIUS und COHN erwähnen sie aus ihren Seewasseraquarien; COHN nennt sie aber *C. maritima* und bemerkt: »Ich würde diese Art mit FRESENIUS als *Cothurnia crystallina* Clap. et Lachm. (*Vaginicola crystallina* Ehrbg.) bezeichnen, wenn es mir nicht zweifelhaft wäre, dass diese Süßwasserform im Meere fortkommt.« Offenbar waren COHN die älteren Daten von O. FR. MÜLLER und EICHWALD nicht bekannt. Die mit einer Klappe versehene Form (*C. valvata* d'Udek., *Vag. valvata* Wright, *Thuricola valvata* S. Kent) wurde von WRIGHT im Seewasser, von GRUBER in einem kleinen Seewasseraquarium (S. KENT, 718; GRUBER, 1. 462) gefunden.

Digitized by Google

Cothurnia compressa Clap. et Lachm.

(Taf. 25 Fig. 28, 29.)

Cothurnia compressa, Claparède et Lachmann, **1.** 124.
» » Mereschkowsky, **1.** 216.
» » S. Kent, 722.

Die Hülse ist im Ganzen keulenförmig, von beiden Seiten mehr oder minder zusammengedrückt und nach einer Seite schwach S-förmig gebogen. Die Mündung bildet einen queren Spalt, dessen Enden gegen die Schmalseite zu tief ausgebuchtet sind, so dass die etwas umgestülpten Ränder auf der breiten Seite lippen- oder schnabelartig vorspringen. Am unteren Ende der Hülse ist ein ringförmiger Wulst abgeschnürt, welcher mit einer Ansatzscheibe endet. Sämmtliche von mir gesehenen Hülsen, deren Länge etwa 0,14 mm beträgt, waren ganz farblos. Das Thier sitzt innerhalb der Hülse auf einem kurzen Stiel und stimmt mit *C. crystallina* ganz überein.

C. compressa fand ich nur einige Male auf Algen und Hydroidenstöcken; nach Claparède und Lachmann ist sie an den westlichen Küsten Norwegens in der Umgebung von Glesnäsholm ziemlich häufig; Mereschkowsky erwähnt sie vom Weißen Meere, S. Kent vom Hafen von St. Peter auf Guernsey.

Cothurnia nodosa Clap. et Lachm.

(Taf. 25 Fig. 19—24.)

a) Die Form mit glatter Hülse.

Trichoda innata, O. Fr. Müller, 220.
Cothurnia maritima, Ehrenberg, 298 (?).
» » Eichwald, **2.** 327, **3.** 118 (?).
» » Stein, **2.** 223 (?).
» » S. Kent, 720 (?).
» *nodosa*, Mereschkowsky, **1.** 216.

b) Die Form mit quergeringelter Hülse.

Cothurnia Pupa, Eichwald, **3.** 118.
» » Stein, **2.** 224.
» *nodosa*, Claparède et Lachmann, **1.** 123.
» *Pupa*, Cohn, **2.** 294.
Vaginicola crystallina, var. *annulata*, Entz, **1.** 19.
Cothurnia pontica, Mereschkowsky. Cf. S. Kent, 725.
» *Cohnii*
» *Pupa*
» *pontica*
} S. Kent, 723—725.

Digitized by Google

Die Hülse ist langgezogen pokalförmig, um die Mitte bauchig gedunsen, nach vorn verengt und an der Mündung mehr oder minder nach außen umgeschweift, nach hinten conisch verengt, seltener abgerundet. Die Mündung entweder ringförmig, oder auf zwei Seiten ausgebuchtet (Fig. 19), zweilappig. Solche an der Mündung ausgebuchtete Formen mit Querringen und kurzem Stiel wurden von MERESCHKOWSKY als *C. pontica* beschrieben. Die Hülse ist entweder ganz glatt (Fig. 22), oder unterhalb der Mitte mit 2—3, seltener mehr Querringen. Merkwürdigerweise fand ich die Hülsen der meisten glatten Exemplare in der hinteren Hälfte schräg eingedrückt (Fig. 22). Die Länge der Hülse misst 0,07—0,08, die größte Weite 0,03—0,04 mm. Die Länge des glatten, drehrunden Stieles, welcher mit einem Ansatzscheibchen endet, ist den größten Schwankungen unterworfen: bald ist der Stiel ganz unscheinbar kurz (Fig. 19), bald erreicht er die halbe, ja sogar die ganze Länge der Hülse. An der Ansatzstelle des Stieles an die Hülse ist stets ein scheibenförmiger, runder, oder abgestutzt kegelförmiger, solider Knoten, welcher entweder ganz außerhalb, oder zur Hälfte oder ganz innerhalb des hinteren Endes der Hülse liegt. Das Thier selbst sitzt innerhalb der Hülse ebenfalls auf einem drehrunden Stielchen von wechselnder Länge und kann sich aus der Hülse nur mäßig vorstrecken. Die vielen Varietäten dieser sehr verbreiteten Cothurnie werden durch allmähliche Übergänge so eng und ununterbrochen verbunden, dass eine Auflösung in einzelne Species nicht zugegeben werden kann. *Cothurnia nodosa*, welche wir aus dem Weißen Meere, von den norwegischen und englischen Küsten, aus der Ost- und Nordsee, dem Canal und dem Schwarzen Meere kennen, ist auf verschiedenen Algen des Golfes von Neapel sehr häufig, und zwar kommt häufiger die quergeringelte, als die glatte, so wie häufiger die lang-, als die kurzgestielte Form vor. Was den Stiel anlangt, so machte ich die Beobachtung, dass seine Länge davon abhängig ist, ob der Algenfaden rein, oder mit Diatomeen und einer auf den Algen des Golfes sehr häufigen Leptothrix bewachsen ist: auf reinen Algenfäden sind die Hülsen kurzgestielt, fast sitzend, während auf dicht mit Leptothrix bewachsenen Algen die langgestielte Form vorkommt; augenscheinlich wird also ein langer Stiel zu dem Zweck angelegt, um der Cothurnie zu ermöglichen sich über den Diatomeen- und Leptothrixwald zu erheben und für das Wirbelorgan freien Spielraum zu gewinnen.

Im Süßwasser wurde *C. nodosa* noch nie angetroffen, hingegen kommt sie massenhaft in den Kochsalzteichen Siebenbürgens vor, von wo ich sie unter dem Namen *Vaginicola crystallina* var. *annulata* bereits vor

Digitized by Google

neun Jahren beschrieb; hier aber ist die kurzgestielte Form die herrschende, doch kenne und beschrieb ich auch die seltene langgestielte Form aus den Salzteichen und hob schon damals hervor, dass sie mit der marinen *C. Pupa* identisch sein dürfte; auch die glatte Form kommt in den Salzteichen, aber ebenfalls nur sehr selten vor.

Cothurnia curvula Entz.

(Taf. 25 Fig. 17—18.)

Cothurnia imberbis, var. *curvula*, Entz, **1.**20.

Die farblose oder bräunliche Hülse dieser kleinen — ohne Stiel kaum 0,06 mm langen — Cothurnie ist etwas retortenförmig nach einer Seite gekrümmt und leicht um die Längsachse gedreht, unterhalb der Mitte bauchig gedunsen, nach vorn allmählich verengt, nach hinten conisch zugespitzt, glatt (Fig. 18), oder mit Querringen. Der stets kurze, höchstens einem Viertel der Länge der Hülse gleichkommende Stiel ist oft gekrümmt und verbindet sich mittels einer knotenartigen Verdickung mit der Hülse. Das Thier ist innerhalb der Hülse ungestielt und streckt sich nur wenig aus der Hülse vor.

Ich fand *C. curvula* ebenfalls an verschiedenen Algen, doch viel seltener als *C. nodosa*. Die quergeringelte Form der *C. curvula* steht der von Gruber beschriebenen *C. socialis* (**1.** 462) äußerst nahe, unterscheidet sich aber von dieser sehr langgestielten Art durch den stets kurzen Stiel und den Mangel des Deckels, hingegen stimmt sie genau mit der von mir unter dem Namen *C. imberbis* var. *curvula* beschriebenen Cothurnie der siebenbürgischen Kochsalzteiche überein. Wenn ich in Betracht ziehe, dass ich bei einigen Exemplaren der ebenfalls kurzgestielten Form der Kochsalzteiche ein ganz gleiches Operculum fand, wie es der *C. socialis* eigen ist, ferner die eigenthümliche Colonienbildung, welche ich von der *C. curvula* der Kochsalzteiche bereits vor neun Jahren beschrieb und abbildete: so scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass die *C. curvula* nur die kurzgestielte Form von *Cothurnia socialis* ist, was fernere Untersuchungen entscheiden mögen.

III. Einige Worte über die Verbreitung der See-Infusorien.

Es wäre hier wohl der Ort dazu die topographische Vertheilung der Infusorien des Golfes, ferner die geographische Verbreitung der See-Infusorien überhaupt des Näheren zu besprechen.

Was das Erstere anlangt, so sind meine Untersuchungen viel zu

Digitized by Google

lückenhaft, um auch nur ein annähernd genaues Bild entwerfen zu können. Das Einzige, was ich hier anführen kann, ist, dass die überwiegende Zahl der von mir beobachteten Infusorien der littoralen, und nur ein kleiner Theil — nämlich sämmtliche Tintinnoden, *Strombidium tintinnodes* und *Stichotricha Inquilinus*, ferner *Trichophrya Salparum*, in so fern sie in der Kiemenhöhle der pelagischen *Salpa democratica* vorkommt — der pelagischen Fauna angehört.

Was aber die geographische Verbreitung der See-Infusorien überhaupt anlangt, so sind unsere Kenntnisse zur Zeit zu unvollkommen, um allgemeine Schlüsse mit wünschenswerther Präcision ziehen zu können. So viel kann demnoch mit vollkommener Sicherheit behauptet werden, dass die Fauna der See-Infusorien von der der süßen Gewässer bedeutend verschieden ist: in S. KENT's »Manual« sind im Ganzen 624 Arten von Infusorien angeführt, von welchen 409 (= 63,94 %) Arten ausschließlich in Süßwässern, 204 (= 32,67%) aber in der See vorkommen und nur 11 (= 1,76%) Arten den süßen Gewässern und der See gemeinschaftlich zukommen. Wenn auch die letztere Zahl etwas zu niedrig angegeben ist, so ist es doch zu erwarten, dass fernere Forschungen nicht diese, sondern die Zahl der ausschließlich der See zukommenden Infusorien bedeutend erhöhen und zu dem obigen Satz neue Belege liefern werden. Aus der Verbreitung der Süßwasser-Infusorien, welche aus nahe liegenden Gründen viel vollkommener erforscht ist und welche uns lehrt, dass die Infusorienfauna von Sibirien (EHRENBERG), Indien (CARTER), Ägypten (SCHMARDA) und Nord-Amerika (BALEY) von der europäischen nicht wesentlich verschieden ist; ferner, dass um Archangelsk dieselben Infusorien gemein sind, wie auf den brittischen Inseln, um Paris, Kopenhagen, Berlin, Bern, Prag, Wien, Warschau, Budapest, Klausenburg etc., dürfte wohl mit Recht vorausgesetzt werden, dass auch die Verbreitung mariner Infusorien durch keine geographischen Grenzen beschränkt ist. So wohlbegründet auch diese Voraussetzung scheinen möchte, so wird von MERESCHKOWSKY — dem einzigen Forscher, welcher meines Wissens sich mit der Frage der geographischen Verbreitung mariner Infusorien befasste (1. 215) — doch gerade das Gegentheil behauptet. Genannter Forscher stützt seine Behauptung auf die Infusorienfauna des Weißen Meeres, welche er mit der Fauna der norwegischen Küsten vergleicht, und formulirt seine Ansicht in folgenden drei »Schlüssen oder Gesetzen«, von welchen die Richtigkeit des ersten Gesetzes gewiss nicht, die der zwei anderen hingegen um so entschiedener bezweifelt werden muss:

1) Die marine Infusorienfauna unterordnet sich, wie

Digitized by Google

die aller übrigen Thiergruppen, dem Einflusse äußerer Bedingungen und ist von der der süßen Gewässer ganz verschieden (1. 219).

2) Die Infusorienfaunen verschiedener Meere, die durch ungleiche Bedingungen sich unterscheiden, sind verschieden und die Infusorien verhalten sich in dieser Hinsicht beinahe eben so, wie jede beliebige Gruppe höherer, mehr entwickelter und vollkommener Thiere (1. 225).

3) Die marine Infusorienfauna ändert sich weit mehr in verschiedenen Meeren, als die Süßwasser-Infusorienfauna verschiedener Länder (1. 227).

Mereschkowsky gründet seine in den zwei letzteren so überraschenden Gesetzen zusammengefasste Ansicht — wie bereits erwähnt — auf die Verschiedenheit der Infusorienfauna des Weißen Meeres und der benachbarten norwegischen Meere. Was aber diese supponirte Verschiedenheit anlangt, glaube ich behaupten zu dürfen, dass sie nicht im entferntesten als bewiesen betrachtet werden kann; denn Mereschkowsky hat aus dem Weißen Meere im Ganzen nicht mehr als 34, Claparède und Lachmann aber aus den Fjorden von Norwegen 64, mithin eine so geringe Anzahl von Infusorien untersucht und beschrieben, dass nach diesen lückenhaften Daten überhaupt keine Schlüsse zu ziehen sind. Doch wollen wir von der geringen Anzahl der der Vergleichung zu Grunde liegenden Arten absehen und die Arten, welche nur im Weißen Meere, aber nicht in den norwegischen Fjorden vorkommen sollen, näher betrachten. Es sind im Ganzen 18 Arten, jedenfalls eine sehr bedeutende Zahl den 17 Arten gegenüber, welche beiden benachbarten Meeren gemeinschaftlich zukommen. Von diesen 18 Arten können aber nur jene berücksichtigt werden, welche im Weißen Meere in großer Menge vorkommen und von welchen mithin vorausgesetzt werden kann, dass sie, falls sie auch im Norwegischen Meere vorkämen, von Claparède und Lachmann nicht übersehen worden wären. Diese sind aber nach Mereschkowsky's Angabe (1. 221) die folgenden: *Zoothamnium marinum*, *Epistylis Balanarum*, *Tintinnus Ussowi*, *Oxytricha Wrześniowskii*, *Oxytricha oculata*, *Aspidisca Andreewi*, *Balantidium Medusarum* und *Podophrya conipes*. Von diesen für das Weiße Meer so überaus charakteristischen acht Arten müssen *Epistylis Balanarum* und *Balantidium Medusarum* ganz unberücksichtigt gelassen werden: Erstere lebt auf den Kiemen der Balanen, letztere hingegen im Magen und den

Digitized by Google

Radialkanälen verschiedener kleiner Medusen, so wie in dem Darm einer Annelide (*Brada*). Da nämlich von CLAPARÈDE und LACHMANN ausschließlich nur frei lebende oder an Algen fixirte Infusorien berücksichtigt wurden, ist es ganz natürlich, dass ihnen beide Infusorien, auch wenn sie — wie dies kaum bezweifelt werden kann — im Norwegischen Meere vorkommen, unbekannt geblieben sind. Ferner ist auch *Aspidisca Andreeui* zu streichen, da diese Aspidiscine, welche der *Aspidisca polystyla* des Mittelmeeres sehr nahe steht, sich aber durch sechs (statt 10—12) Afterwimpern unterscheidet, von QUENNERSTEDT bereits vor MERESCHKOWSKY, und zwar an den schwedischen Küsten entdeckt und unter dem Namen *Aspidisca sedigita* beschrieben wurde (vgl. S. KENT, 793), mithin für das Weiße Meer nicht charakteristisch sein kann. Von den noch übrigen fünf Infusorien ist *Podophrya conipes* von der längst bekannten *P. Lingbyi* der Ost- und Nordsee und der belgischen Küsten nur durch den minutiösen Unterschied des kegelförmigen, statt cylindrischen Stieles und durch die Querstreifung desselben verschieden; diese beiden Charaktere sind aber ganz werthlos, da in Bezug auf die Form, Länge und Querstreifung des Stieles ganz entschieden zur selben Art gehörende Acinetinen an einem und demselben Standort variiren. Für eben so werthlos halte ich den minutiösen Unterschied zwischen *Tintinnus Ussowi* des Weißen und *T. subulatus* des Norwegischen Meeres, welcher sich einzig darauf beschränkt, dass die Querringe der Hülse des ersteren zierlich fein gekerbt, während die des letzteren glatt sind, da doch die feinen Zähnchen von CLAPARÈDE und LACHMANN, namentlich bei schwächerer Vergrößerung — auf welche nach CLAPARÈDE's Abbildung zu schließen ist — einfach übersehen werden konnten. Es blieben also nur noch *Zoothamnium marinum* und die beiden Oxytrichen zu berücksichtigen. Was *Zoothamnium marinum* anlangt, kann ich den Verdacht nicht unterdrücken, dass es mit meinem neapolitanischen *Zoothamnium Mucedo* identisch ist: seine gesammte Organisation stimmt nämlich mit der von *Z. Mucedo* bis auf den neben dem Oesophagus gelegenen, kleinen, ovalen Kern genau überein; wenn ich nun in Betracht ziehe, dass allen übrigen Zoothamnien ein quer gelegener hufeisen- oder bandförmiger Kern eigen ist, glaube ich nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass das kleine, ovale Gebilde in den Abbildungen MERESCHKOWSKY's nicht dem ganzen Kern, sondern nur dessen neben dem Oesophagus gelegenen Endstück entspricht und mithin das polare *Zoothamnium* mit dem neapolitanischen höchst wahrscheinlich identisch ist. Von den beiden sehr mangelhaft untersuchten Oxytrichen endlich dürfte die durch viele

Digitized by Google

Afterwimpern ausgezeichnete *Oxytricha Wrześniowskii* mit der von WRZEŚNIOWSKY aus der Ostsee beschriebenen *Oxytricha Kessleri* (S. 275) identisch sein; von der sehr mangelhaft untersuchten *Oxytricha oculata* aber sagt MERESCHKOWSKY selbst, dass sie ohne Zweifel *O. crassa* Clap. et Lachm. sehr nahe steht.

Aus dem Angeführten, glaube ich, ist so viel zweifellos ersichtlich, dass die Untersuchungen MERESCHKOWSKY's keinerlei sichere Daten enthalten, welche die letzten zwei der von ihm aufgestellten Gesetze der geographischen Verbreitung der See-Infusorien zu unterstützen geeignet wären.

Zur Vergleichung der Infusorienfauna des Golfes von Neapel habe ich zur leichteren Übersicht die folgende Tabelle zusammengestellt, bei welcher ich die im Litteraturverzeichnis angeführten Arbeiten in Betracht zog, und in deren ersten Columne (G. N.) jene Arten, welche bis jetzt nur aus dem Golfe von Neapel, in der zweiten (M. M.) jene, welche aus anderen Theilen des Mittelmeeres, in der dritten (N. E.) jene, welche auch aus den nordeuropäischen Meeren, in der vierten (K. T.) jene, welche aus den Kochsalzteichen und Tümpeln zu Torda und Szamosfalva in Siebenbürgen, in der letzten (S. W.) endlich jene, welche auch aus süßen Gewässern bekannt sind, mit einem Kreuz bezeichnet wurden.

		G. N.	M. M.	N. E.	K. T.	S. W.
1.	*Acineta foetida*	—	+	+	+	—
2.	*A. patula*	—	—	+	—	—
3.	*A. vorticelloides*	—	—	+	—	—
4.	*Heniophrya gemmipara*	—	+	+	—	—
5.	*Trichophrya Salparum*	+	—	—	—	—
6.	*Mesodinium Pulex*	—	+	+	—	—
7.	*Lacrymaria Olor*	—	—	+	+	+
8.	*Tracheloccrca Phoenicopterus*	—	+	+	—	—
9.	*Amphileptus Claparèdii*	—	—	+	—	+
10.	*Lionotus Folium*	—	—	—	—	+
11.	*L. Fasciola*	—	—	+	+	+
12.	*L. grandis*	—	—	—	+	—
13.	*Stephanopogon Colpoda*	+	—	—	—	—
14.	*Cyclidium Glaucoma*	—	+	+	+	+
15.	*Pleuronema Chrysalis*	—	+	+	—	+
16.	*Lembus velifer*	—	—	+	—	—
17.	*Anophrys sarcophaga*	—	—	+	—	—
18.	*Nassula hesperidea*	+	—	—	—	—
19.	*N. microstoma*	—	—	+	—	—
20.	*Chlamydodon Mnemosyne*	—	+	+	—	—
21.	*Ch. Cyclops*	—	—	—	+	—
22.	*Aegyria Oliva*	—	—	+	—	—
23.	*Rhabdodon falcatus*	+	—	—	—	—
24.	*Onychodactylus Acrobates*	+	—	—	—	—

Digitized by Google

		G. N.	M. M.	N. E.	K. T.	S. W.
25.	*Dysteria monostyla*	—	+	+	—	—
26.	*D. armata*	—	—	+	—	—
27.	*Trochilia sigmoides*	—	+	+	—	—
28.	*Condylostoma patens*	—	+	+	+	—
29.	*Freia Ampulla*	—	+	+	—	—
30.	*F. elegans*	—	—	+	—	—
31.	*Holosticha flavorubra*	—	+	+	—	—
32.	*H. Scutellum*	—	+	+	—	—
33.	*O. gibba*	—	+	+	+	—
34.	*O. saltans*	—	—	+	—	—
35.	*Urostyla gracilis*	+	—	—	—	—
36.	*U. Concha*	+	—	—	—	—
37.	*Epiclintes auricularis*	—	—	+	—	—
38.	*Stichotricha Inquilinus*	+	—	—	—	—
39.	*Uroleptus Zignis*	+	—	—	—	—
40.	*Euplotes Patella*	—	+	+	+	+
41.	*E. Charon*	—	+	+	+	+
42.	*E. Harpa*	—	—	+	+	—
43.	*Styloplotes appendiculatus*	—	+	+	+	—
44.	*Uronychia transfuga*	—	+	+	+	—
45.	*Aspidisca Lynceus*	—	—	+	+	+
46.	*A. Lyncaster*	—	—	+	+	—
47.	*A. turrita*	—	—	+	+	+
48.	*A. polystyla*	—	+	—	+	—
49.	*Strombidium sulcatum*	—	—	+	—	—
50.	*S. tintinnodes*	+	—	—	—	—
51.	*Tintinnus Ganymedes*	+	—	—	—	—
52.	*T. Anadyomene*	+	—	—	—	—
53.	*T. Inquilinus*	—	+	+	—	—
54.	*T. Amphora*	—	—	+	—	—
55.	*Codonella beroidea*	—	—	+	—	—
56.	*C. Urniger*	+	—	—	—	—
57.	*C. ventricosa*	—	—	+	—	—
58.	*C. Lagenula*	—	—	+	—	—
59.	*C. perforata*	+	—	—	—	—
60.	*C. Ampulla*	—	+	—	—	—
61.	*Dictyocysta Templum*	—	+	—	—	—
62.	*Vorticella nebulifera*	—	—	+	+	+
63.	*V. microstoma*	—	—	+	+	+
64.	*Spastostyla Sertulariarum*	—	—	+	—	—
65.	*Zoothamnium Mucedo*	+	—	—	—	—
66.	*Z. alternans*	—	—	+	—	—
67.	*Licnophora Auerbachii*	—	—	+	—	—
68.	*Cothurnia crystallina*	—	—	+	+	+
69.	*C. compressa*	—	—	+	—	—
70.	*C. nodosa*	—	—	+	+	—
71.	*C. curcula*	—	—	—	+	—
		15 = 21,1%	22 = 30,7%	49 = 69%	22 = 30,7%	13 = 18,3%

Um aus dieser tabellarischen Zusammenstellung keine falschen Folgerungen zu ziehen, muss ich bemerken, dass unter allen Meeren, aus welchen wir Infusorien kennen, die nordeuropäischen bei Weitem am genauesten bekannt sind, während uns aus den übrigen Theilen

Digitized by Google

des Mittelländischen Meeres nur spärliche Daten zu Gebote stehen, woraus das große Missverhältnis zwischen den dem Golfe von Neapel und dem übrigen Mittelländischen Meere einerseits und den dem Golfe von Neapel und den nordeuropäischen Meeren andererseits gemeinschaftlich zukommenden Infusorien leicht und einfach seine Erklärung findet.

Diese Bemerkung vorausgeschickt ziehe ich aus den mir vorliegenden Daten über die Verbreitung mariner Infusorien folgende von MERESCHKOWSKY's Ansicht, den ersten Punkt ausgenommen, ganz verschiedene Schlüsse:

1) Die marine Infusorienfauna ist von der der süßen Gewässer bedeutend verschieden und hat mit diesen nur wenige gemeinsame Arten.

2) Eine beträchtliche Anzahl mariner Infusorien — welche sämmtlich der littoralen (und Brakwasser-) Fauna angehören — kommen auch in den kochsalzhaltigen Binnenwässern vor.

3) Die Infusorienfauna verschiedener Meere ist nicht bedeutender verschieden, als die süßer Gewässer.

Diesen letzten Punkt betreffend muss ich bemerken, dass der immerhin bedeutende Unterschied zwischen der Infusorienfauna des Golfes von Neapel und der nordeuropäischen Meere aller Wahrscheinlichkeit nach lediglich der mangelhaften Kenntnis der marinen Infusorien überhaupt zuzuschreiben ist und verweise diesbezüglich auf den II. Abschnitt dieser Arbeit, wo die Beziehungen der neu beschriebenen Arten zu bereits beschriebenen, aber mangelhaft gekennzeichneten Formen ausführlich besprochen und gewürdigt wurden.

Von MERESCHKOWSKY wird als Stütze seiner Behauptung, wonach die geographische Verbreitung mariner Infusorien beschränkter ist, als die der Süßwasser-Infusorien, angegeben, dass das Fortführen der encystirten Infusorien aus den ausgetrockneten Süßwasser-Tümpeln durch Luftströmungen die Hauptursache ihrer unbeschränkten geographischen Verbreitung ist und dass dieses wesentliche Agens in der Öconomie der See-Infusorien keine, oder nur eine ganz untergeordnete Rolle spielt. Dem entgegen muss bemerkt werden, dass das passive Wandern auch bei See-Infusorien eine sehr bedeutende Rolle spielt und Ursache ihrer unbeschränkten geographischen Verbreitung ist. Zu den Mitteln der passiven Wanderung der marinen Infusorien, welche den Luftströmungen gewiss nicht nachstehen, gehören aber nicht nur die Meeresströmungen, sondern als nicht zu unterschätzende Vehikel auch die

Digitized by Google

Schiffe, welche die an ihrem Boden angesiedelten Algen, Hydroiden, Bryozoen etc. sammt den diese Wälder bewohnenden Infusorien in die entferntesten Meere verschleppen. Endlich aber spielen die Luftströmungen gewiss auch eine nicht unbedeutende Rolle. Der über die von der Brandung ans Ufer geworfenen Algen hinwegstreifende Wind wird die Cysten der See-Infusorien eben so mit sich führen, wie die Cysten vom Boden ausgetrockneter Tümpel, um sie nach allen Richtungen der Windrose zu zerstreuen. Nur durch diese Annahme kann ich mir die interessante Thatsache erklären, dass exquisite marine (littorale und Brakwasser-) Infusorien in weit vom Meere entfernten continentalen Kochsalzteichen und -Tümpeln, wie namentlich in Siebenbürgen, vorkommen.

Klausenburg, am 7. Juni 1884.

Nachtrag.

Das Manuscript dieser Arbeit war bereits dem Druck übergeben, als mir Herr Prof. A. Gruber seine kürzlich erschienene Arbeit über Protozoen des Hafens von Genua (Nova Acta Acad. C. L. C. G. Nat. Cur. Vol. XLVI. Halle 1884) gütigst zusandte. Aus dieser Arbeit, welche ich leider nicht mehr berücksichtigen konnte, ersehe ich, dass *Trachelocerca Phoenicopterus* des Golfes von Neapel mit *Laginus sulcatus* A. Grub., ferner mein *Rhabdodon falcatus* mit *Orthodon hamatus* A. Grub. identisch ist, und endlich, dass *Zoothamnium Mucedo* — von A. Gruber einfach als *Zoothamnium* spec. angeführt — auch im Hafen von Genua sehr gemein ist.

Digitized by Google

Inhalt.

Verzeichnis der Litteratur S. 289.

I. Aufzählung der beobachteten Infusorien 292.

II. Beschreibung neuer oder weniger bekannter Arten 297.

Trichophrya Salparum 297.
Mesodinium Pulex 303.
Trachelocerca Phoenicopterus 313.
Amphileptus Claparèdii 320.
Lionotus grandis 323.
Stephanopogon Colpoda 326.
Nassula hesperidea 331.
Nassula microstoma 336.
Rhabdodon falcatus 338.
Chlamydodon Cyclops 340.
Aegyria Oliva 345.
Onychodactylus Acrobates 350.
Dysteria armata 355.
Holosticha flavorubra 359.
a) var. flava 360.
b) var. rubra 363.
Holosticha Scutellum 365.
Oxytricha saltans 367.
Uroleptus Zignis 373.
Urostyla gracilis 376.
Urostyla Concha 379.
Stichotricha Inquilinus 380.
Strombidium sulcatum 382.
Strombidium tintinnodes 387.

Die Familie der Tintinnoden 389.

A. Allgemeine Organisationsverhältnisse 389.

B. Die im Golfe von Neapel beobachteten Tintinnoden 409.

Tintinnus Ganymedes 409.
Tintinnus Anadyomene 409.
Tintinnus Amphora 410.
Tintinnus Inquilinus var. lineatus 411.
Codonella beroidea 411.
Codonella Urniger 412.
Codonella ventricosa 413.
Codonella Lagenula 413.
Codonella Ampulla 414.
Codonella perforata 415.
Dictyocysta Templum 415.
Spastostyla Sertulariarum 416.
Zoothamnium Mucedo 418.
Die Gattung Cothurnia 424.
Cothurnia crystallina 428.
Cothurnia compressa 430.
Cothurnia nodosa 430.
Cothurnia curvula 432.

III. Einige Worte über die Verbreitung der See-Infusorien 432.

Verzeichnis der angeführten Arten.

Acarella Siro 303.
Acineta foetida 292.
A. patula 292.
A. tuberosa 292.
A. vorticelloïdes 292.
Actinotricha saltans 367.
Aegyria Oliva 293, 345.
Alyscum saltans 293.
Amphileptus Claparèdii 292, 320.
A. Fasciola 292.

Digitized by Google

Amphileptus Meleagris 320.
Anophrys sarcophaga 293.
Aspidisca Lynceaster 295.
A. Lynceus 295.
A. polystyla 296.
A. turrita 296.
Campylopus paradoxus 295.
Chlamydodon Cyclops 298, 340.
Ch. Mnemosyne 293.
Chaenia teres 313.
Ch. vorax 313.
Coccudina crassa 295.
Codonella Ampulla 296, 414.
C. beroidea 296, 411.
C. Lagenula 296, 413.
C. perforata 296, 415.
C. Urniger 296, 412.
C. ventricosa 296, 413.
Colpoda Gallinula 326.
C. triquetra 340.
Condylostoma patens 294.
C. patula 294.
Cothurnia compressa 297, 430.
C. Cohnii 430.
C. crystallina 297, 428.
C. curvula 297, 432.
C. gigantea 428.
C. grandis 428.
C. imberbis, var. *curvula* 432.
C. maritima 428.
C. nodosa 297, 430.
C. pontica 430.
C. Pupa 430.
Cyclidium Glaucoma 293.
Dictyocysta Templum 296, 415.
Dileptus Folium 292.
Dinophrys marina 295.
Dysteria armata 293, 355.
D. monostyla 293.
Epielintes auricularis 294.
Ervilia Legumen 293.
E. monostyla 293.
Euplotes Charon 295.
E. Harpa 295.
E. monostylus 293.
E. Patella 295.
E. turritus 296.
Folliculina Ampulla 294.
Freia Ampulla 294.
F. elegans 294.
Halteria Pulex 303.
H. tenuicollis 303.
Hemiophrya gemmipara 292.
Holosticha flava 359.
H. flavorubra 294, 359.
H. flavorubra var. flava 360.
H. flavorubra var. rubra 363.
H. rubra 359.
H. Scutellum 365.
Isotricha microstoma 336.
Lacrymaria Olor 292.
Lagotia atropurpurea 294.
L. hyalina 294.
L. viridis 294.
Lembus velifer 293.
Licnophora Auerbachii 297.
Lionotus Fasciola 292.
L. Folium 292.
L. grandis 293, 323.
Loxodes marinus 338.
Loxophyllum Fasciola 292.
Metacystis truncata 319.
Mesodinium Pulex 292, 303.
Nassula hesperidea 293, 331.
N. microstoma 293, 336.
Onychodactylus Acrobates 293, 350.
Oxytricha auricularis 294.
O. carnea 359.
O. caudata 373.
O. flava 359.
O. gibba 294.
O. rubra 359.
O. saltans 294, 367.
O. Scutellum 294, 365.
Paramecium Chrysalis 293.
P. microstomum 336.
Plesiconia Charon 295.
P. Patella 295.
P. Scutum 295.
Pleuronema Chrysalis 293.
P. crassa 293.
P. marina 293.
Podophrya gemmipara 292.
Rhabdodon falcatus 293, 338.
Rhabdostyla sertularium 416.
Schizopus norvegicus 295.
Spastostyla Sertulariarum 296, 416.
Stephanopogon Colpoda 293, 326.
Stichotricha Inquilinus 295, 380.
Strombidium sulcatum 296, 382.

Digitized by Google

Strombidium tintinnodes 296, 387.
Stylonychia appendiculata 295.
Styloplotes appendiculatus 295.
Tintinnopsis beroidea 411.
Tintinnus Amphora 296, 410.
T. Ampulla 414.
T. Anadyomene 296, 409.
T. Ganymedes 296, 409.
T. Inquilinus 296.
T. Inquilinus var. lineatus 411.
T. Lagenula 413.
T. ventricosus 413.
Trachelius Lamella 313.
T. teres 313.
T. Olor 292.
Trachelocerca Phoenicopterus 292, 313.
T. Sagitta 313.
Trichoda Charon 295.
T. Cursor 295.
T. gibba 294.
T. ingenita 428.
T. innata 430.
T. Inquilinus 411.
T. Lyncaster 295.
T. Lynceus 295.
T. patens 294.
T. transfuga 295.
T. versatilis 292.
Trichodina Auerbachii 297.
Trichophrya Salparum 292, 297.
Trochilia sigmoides 294.
Uroleptus Zignis 295, 373.
Uronychia transfuga 295.
Urostyla Concha 295, 379.
U. gracilis 295, 376.
Vaginicola crystallina 428.
V. crystallina var. annulata 430.
V. grandis 428.
V. Inquilina 411.
V. pedunculata 428.
Vibrio Anas 323.
V. Fasciola 292.
V. intermedius 323.
V. Olor 292.
V. Sagitta 313.
V. Utriculus 313.
Vorticella Ampulla 294.
V. cyathina 296.
V. gemella 296.
V. infusionum 296.
V. marina 296.
V. microstoma 296.
V. nebulifera 296.
Zoothamnium alternans 296.
Z. Mucedo 296, 418.

Erklärung der Abbildungen.

Wo die Vergrößerung nicht speciell angegeben ist, sind die Abbildungen nach einer Vergrößerung mit Ocular 4 und Objectiv 5 eines HARTNACK'schen Mikroskopes aufgenommen.

Tafel 20.

Fig. 1—7. *Trachelocerca Phoenicopterus.*

Fig. 8—15. *Mesodinium Pulex* (HK. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 11. Vom Afterpol, Fig. 12. vom Mundpol gesehen. Fig. 13. Entleerung eines gallertigen Tropfens. Fig. 14. Quertheilung. Fig. 15. Knospung.

Fig. 16—19. *Stephanopogon Colpoda* (HK. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 16—17. Von der Rückenseite. Fig. 18. Von der Bauchseite. Fig. 19. Seitenansicht.

Fig. 20, 21. *Lionotus grandis.*
Fig. 20. Von der Rückenseite. Fig. 21. Seitenlage.

Digitized by Google

Tafel 21.

Fig. 1—5. *Nassula heeperidea.*
Fig. 1. Ganz, Fig. 3 halb gestrecktes, Fig. 2 contrahirtes, Fig. 4 encystirtes Exemplar. Fig. 5. Schlund mit dem adoralen Wimperstreif (Hk. Oc. 4, Obj. 8).

Fig. 6—8. *Nassula microstoma.*
Fig. 6. Von der Bauchseite. Fig. 7. Von der Rückenseite. Fig. 8. Seitenlage.

Fig. 9—13. *Rhabdodon falcatus.*
Fig. 9, 13. Von der Bauchseite. Fig. 10. Seitenlage. Fig. 11. Von der Bauchseite, eine *Navicula* verschlingend. Fig. 12. Von der Rückenseite.

Fig. 14—18. *Chlamydodon Cyclops.*
Fig. 14, 15. Von der Bauchseite (letztere Fig. Hk. Oc. 4, Obj. 8). Fig. 16 (Hk. Oc. 4, Obj. 7), 18 (Hk. Oc. 4, Obj. 8). Von der Rückenseite. Fig. 17. Seitenlage.

Fig. 19—25. *Dysteria armata.*
Fig. 19. Von der Rückenseite. Fig. 20. Seitenlage. Fig. 21, 22. Von der Bauchseite. Fig. 23. Theilung, von der Bauchseite. Fig. 24. Kern mit dem Nebenkern. Fig. 25. Theilung des Kernes.

Tafel 22.

Fig. 1—5. *Aegyria Oliva.*
Fig. 1. Flache Form, von der Rückenseite. Fig. 2, 5. Flache Form, von der Bauchseite. Fig. 4. Olivaform. Fig. 3. Zusammengerollte Form.

Fig. 6—13. *Onychodactylus Acrobates.*
Fig. 6, 10. Seitenlage. Fig. 7. Von der Rückenseite. Fig. 11. Von der Bauchseite. Fig. 8. Mit Boraxcarmin gefärbt. Fig. 9. Theilung. Fig. 12. Ein Theil des wabenartigen Panzers. Ideal-Vergr. Fig. 13. Schwanzgriffel bei äquatorialer Einstellung.

Fig. 14, 15. *Holosticha flavorubra*, var. *flava.*

Fig. 16, 17. *Holosticha flavorubra*, var. *rubra.*
Fig. 16. Halb, Fig. 17 ganz gestreckt.

Fig. 18. *Holosticha Scutellum* (Hk. Oc. 4, Obj. 8).

Tafel 23.

Fig. 1—7. *Oxytricha saltans.*
Fig. 1. Von der Bauchseite. Fig. 2. Von der Rückenseite. Fig. 5. Halbe Seitenlage. Fig. 7. Seitenlage. Fig. 3. Adorale Membranellen. Ideal-Vergr. Fig. 4. Ende eines Aftergriffels. Ideal-Vergr.

Fig. 8—10. *Urostyla gracilis*, var. *pallida.*
Fig. 8. Von der Bauchseite. Fig. 9. Von der Rückenseite. Fig. 10. Seitenlage.

Fig. 11, 12. *Urostyla gracilis*, var. *sanguinea.*
Fig. 11. Von der Bauchseite. Fig. 12. Von der Rückenseite.

Fig. 13. *Urostyla Concha*, von der Bauchseite.

Fig. 14—16. *Urostyla Zignis.*
Fig. 14. Von der Bauchseite. Fig. 15. Von der Rückenseite. Fig. 16. Ein Theil des adoralen Bandes und der adoralen Wimpern. Ideal-Vergr. und etwas schematisirt.

Digitized by Google

Fig. 17—23. *Strombidium sulcatum* (Hk. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 17. Von der Bauchseite. Fig. 18. Die oblonge Varietät, von der Bauchseite. Fig. 19. Auf einem Algenfaden kriechend. Fig. 20. Ein im Zerfließen begriffenes Exemplar. Fig. 21. Isolirte Trichocysten. Fig. 22, 23. Theilung.
Fig. 24—27. *Strombidium tintinnodes* (Hk. Oc. 4, Obj. 7).

Tafel 24.

Fig. 1—9. *Codonella beroidea.*
Fig. 1, 2. Leere Hülsen. Fig. 3. Ein in die Hülse zurückgezogenes Exemplar. Fig. 4. Ein Exemplar mit ganz entfaltetem Peristom von der Rückenseite; die Hülse nur in Umrissen (Hk. Oc. 4, Obj. 8). Fig. 5. Scheitelansicht. Fig. 6. Kern und Nebenkern. Fig. 7. Ein freies Exemplar mit übergeschlagenen adoralen Wimpern. Fig. 8, 9. Theilung (Hk. Oc. 4, Obj. 7).
Fig. 10. *Codonella Ampulla.*
Fig. 11, 15, 16. *Codonella Lagenula.*
Fig. 12—14. *Codonella perforata* (Hk. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 13, 14. Die Löcher des Kragens, Fig. 13. bei oberflächlicher, Fig. 14 bei tiefer Einstellung. Ideal-Vergr.
Fig. 17, 18. *Tintinnus Ganymedes* (Seibert'sches Mikrosk. Oc. 1, Obj. VIII).
Fig. 18. Der Schlund.
Fig. 19. *Tintinnus Anadyomene.*
Fig. 20. *Tintinnus Amphora* (Hk. Oc. 4, Obj. 7).
Fig. 21. *Tintinnus Inquilinus*, var. *lineatus* (Hk. Oc. 4, Obj. 7).
Fig. 22. *Stichotricha Inquilinus* (Hk. Oc. 4, Obj. 7).
Fig. 23. *Codonella Urniger.*
Fig. 24. *Codonella ventricosa* (Hk. Oc. 4, Obj. 7).

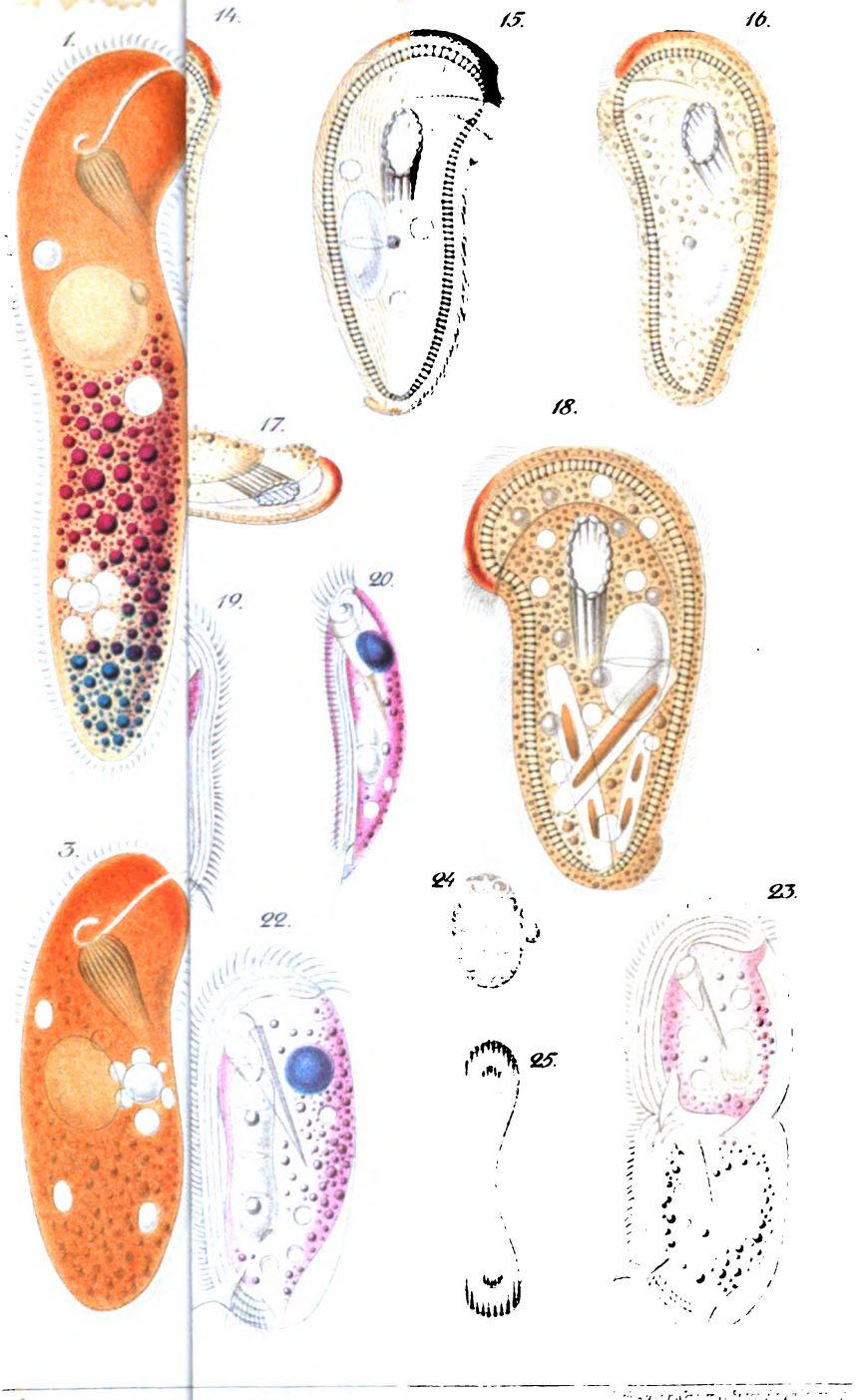
Tafel 25.

Fig. 1—5. *Spastostyla Sertulariarum.*
Fig. 5. Mit Boraxcarmin gefärbt (Hk. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 6—13. *Zoothamnium Mucedo.*
Fig. 7. Theilung. Fig. 8. Kern und Nebenkern; das obere Ende des Kernes bei oberflächlicher, das untere bei tiefer Einstellung (Hk. Oc. 4, Obj. 8). Fig. 9. Der sich theilende Kern und Nebenkern (Hk. Oc. 4, Obj. 8).
Fig. 14—16. *Amphileptus Claparèdii.*
Fig. 14. Encystirtes Exemplar. Fig. 15. Kleiner *Zoothamnium*-Stock mit einer *Amphileptus*-Cyste. Fig. 16. Freier *Amphileptus.*
Fig. 17, 18. *Cothurnia curvula.*
Fig. 19—24. *Cothurnia nodosa.*
Fig. 23. Freier Schwärmer. Fig. 24. Entwicklung der neuen Hülse.
Fig. 25—27. *Cothurnia crystallina.*
Fig. 28, 29. *Cothurnia compressa.*

Digitized by Google

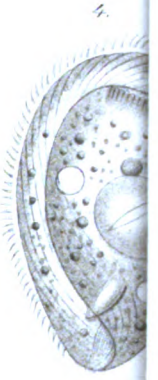
Digitized by Google

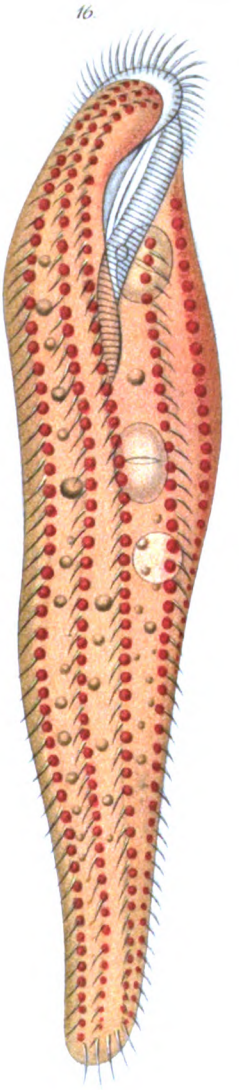
Digitized by Google

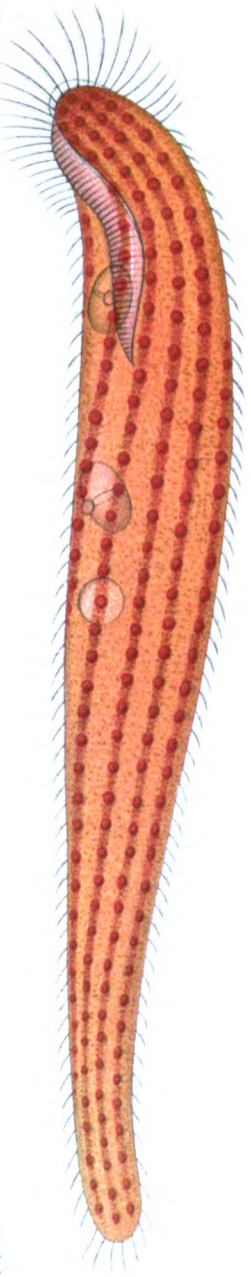


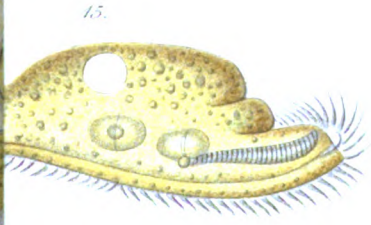
Digitized by Google

Digitized by Google



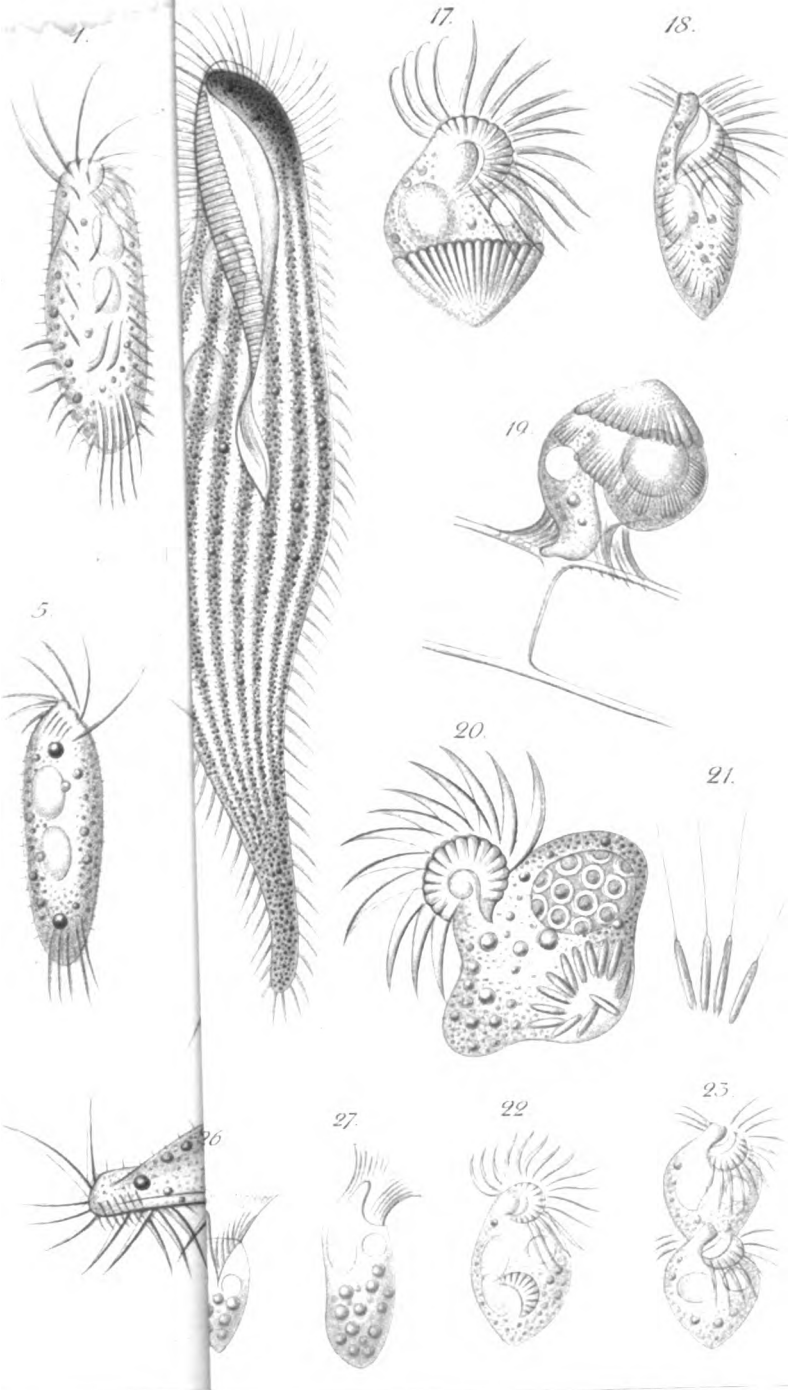






Digitized by Google

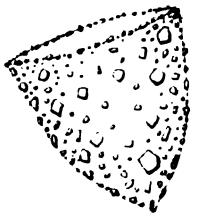
Digitized by Google



Digitized by Google

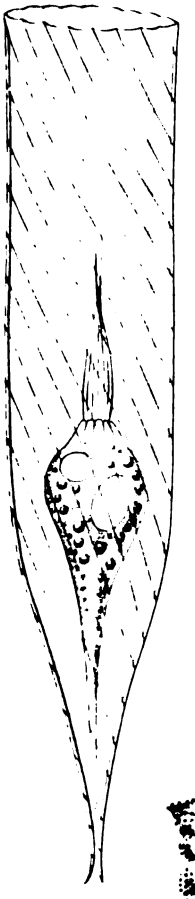
Digitized by Google

1.

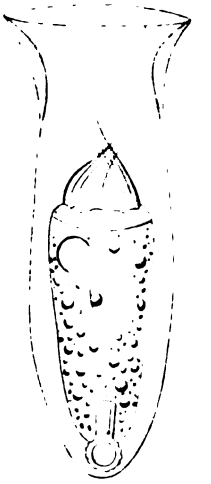


2

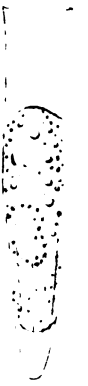
19.



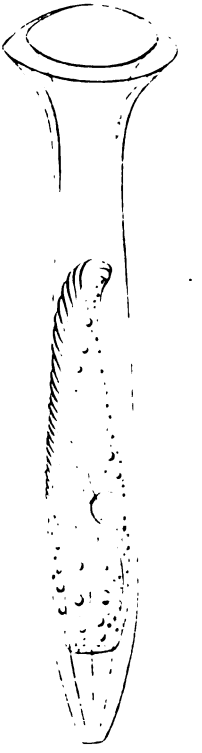
20.



21



22.

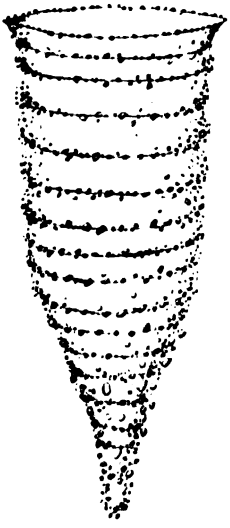


13.

14.

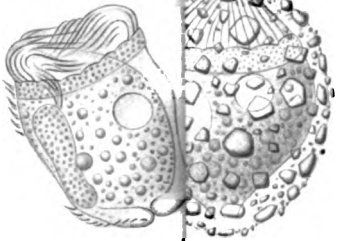
5.

23.



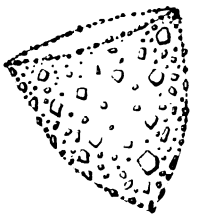
16.

7.

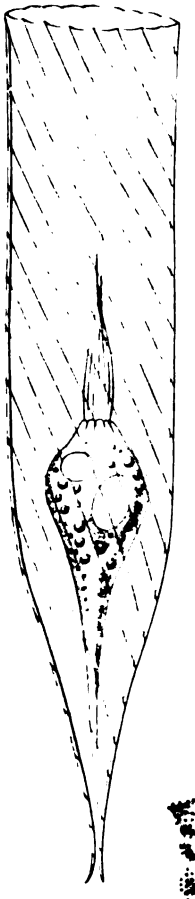


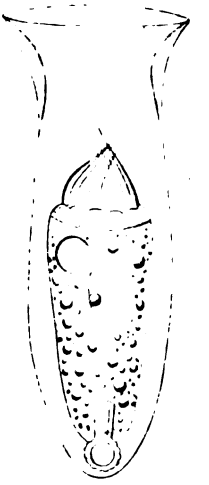
Digitized by Google

Digitized by Google


1.

2

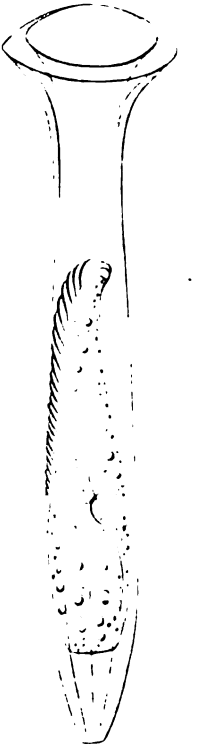

19.

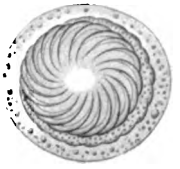

20.

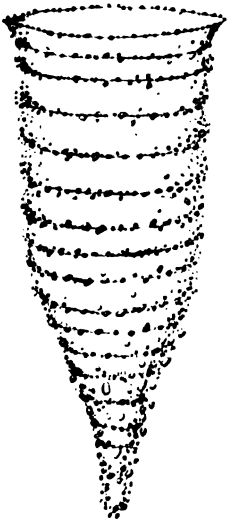
21.

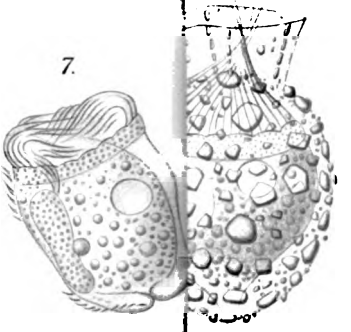
13.

14.


22.


5.

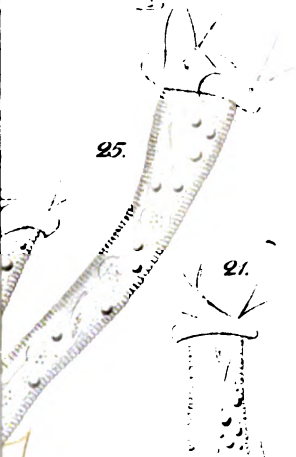

23.

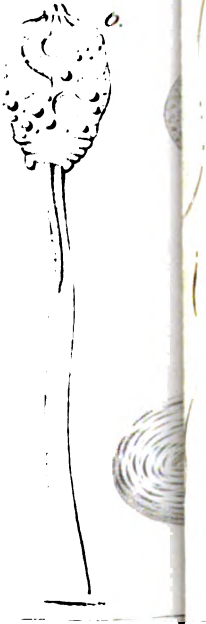

16.

7.

Digitized by Google

Digitized by Google





Digitized by Google

Digitized by Google

On a method for the silver staining of marine objects.

By

Sidney F. Harmer,

King's College, Cambridge.

The principle of this method was suggested to me by Dr. W. H. Ransom, and consists in the replacement of distilled water in the ordinary process of silver staining by a solution of a neutral salt not precipitable by silver nitrate, and of the same specific gravity as sea water. *Loxosoma* and *Pedicellina* were the first objects investigated, and these animals are not killed by an exposure of as much as half an hour to a 5 per cent solution of potassic nitrate in distilled water. It is thus quite easy to free the tissues from the greater part of their chlorides by washing with the above mentioned solution of potassic nitrate; from this the objects are transferred (naturally without the formation of any precipitate) for 4 or 5 minutes to a solution of silver nitrate ($^1/_8$—1 per cent, according to circumstances). After reduction of the silver during exposure to light in the nitrate solution, the tissues may be mounted permanently either in glycerine or in Canadabalsam. Very beautiful preparations of *Loxosoma* were easily obtained by the use of osmic acid and picrocarmine after treatment with silver nitrate. The animal may either be transferred directly from the silver solution to osmic acid ($^1/_2$ per cent) and thence to picrocarmine, reduction taking place during the process, or the osmic acid may be added after the silver has been already reduced in the potassic nitrate. In successful preparations made in the above manner, the limits of all the cells of the epidermis and of the alimentary canal are exceedingly sharply marked out, the nuclei of these cells as well as of the muscle cells, connective tissue corpuscles and other tissue elements being very distinctly stained. Besides the above mentioned forms, I have obtained good results with the epidermis of *Medusae*, *Hydroids*, *Sagitta* and *Appendicularia* (tail).

Amongst *Sponges*, Dr. G. C. J. Vosmaer has, by means of the above method, easily demonstrated an outer epithelium in *Chondrosia*,

Digitized by Google

where F. E. SCHULZE first has been unable to detect a cell layer of this kind, even by the use of silver nitrate[1]; in *Thenea*, where SOLLAS[2] has observed no cell-outlines, and in many other Sponges. Dr. ED. MEYER has successfully applied the same method to the epidermis and peritoneal epithelium of Annelids (*Tomopteris*, *Amphictenidae*), to *Teleostean* ova, etc. He has obtained good nuclear colouration by transferring the tissue after reduction in potassic nitrate to alcohol, and subsequently staining with MAYER's alcoholic carmine[3]. In *Brachiopoda*, Dr. J. F. VAN BEMMELEN has had no difficulty in using the method for the investigation of the epidermis and peritoneal epithelium.

Few animals seem to resist the action of potassic nitrate to so great an extent as *Loxosoma* and *Pedicellina*, most forms being either immediately, or after a few minutes, killed by an immersion in a 5 per cent solution of this substance. Even in many of these cases, the tissues suffer very little histological change, and can be easily stained by silver nitrate. It is possible that many other salts may be used more advantageously than potassic nitrate in washing the chlorides from the tissues without killing the animal. A $4^1/_2$ per cent solution of sodic sulphate may be used instead of the potassic nitrate, over which, however, in most cases it has no obvious advantages.

R. HERTWIG[4] has described a method for the silver staining of marine animals, consisting in treating with dilute osmic acid, washing with distilled water, until the chlorides are removed, subsequently placing in a silver nitrate solution, and reducing in distilled water. By this method, HERTWIG has been able to obtain sharply defined cell limits in the ectoderm of *Ctenophora*, but not over the whole surface of the epithelium. I have myself employed HERTWIG's method in *Loxosoma* and *Pedicellina*, but with results not nearly so satisfactory as in the method I have described, the limits of the epidermic cells being not visible over the whole surface, whilst after the employment of Dr. RANSOM's method in these two genera, I have invariably found that every epidermic cell was distinctly marked out by a sharp contour.

Naples, July 9, 1884.

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 107 and Bd. XXXI, p. 290.
[2] Ann. and Mag. of Nat. Hist. 5th Series, Vol. IX, p. 445.
[3] Mittheil. a. d. Zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. IV, p. 521.
[4] Jenaische Zeitschr. Bd. XIV, p. 324.

Digitized by Google

On the Visual Organs in Lamellibranchiata.

By

Benjamin Sharp, Dr. med. et phil.,

Professor of the Lower Invertebrata at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, U. S. A.

With Plate 26.

Introduction.

My attention was first drawn to this subject by observing a number of *Solen vagina* which were exposed for sale in large basins at Santa Lucia in Naples. By passing my hand over the basin I noticed that those *Solen* upon which the shadow of my hand fell, instantly withdrew their siphons, while those not touched by the shadow remained as before, immovable. Obtaining some specimens at the Zoological Station I repeated the experiment and was convinced that the animals possessed some power of distinguishing light from darkness. This led me to examine the minute structure of the siphon carefully and my search was rewarded by the discovery of a very primitive form of visual organ, so primitive in fact that the term eye can hardly be applied to it.

I wish here to extend my thanks to the Bavarian Government for allowing me the use of its table during the months of March, April and May of 1883 and also to the director, Professor A. Dohrn, and his assistants at the Zoological Station, while in the pleasant company of the latter I received much advice and assistance.

Part of the material only came from Naples namely *Solen vagina*, *Pecten jacobaeus*, *Patella coerulea*, and *Haliotis tuberculata*. *Solen ensis*, *Venus mercenaria*, *Ostrea virginica* and *Mactra solidissima* came from the coast of New Jersey, U. S. A., and *Mya arenaria* from Boston, Mass., U. S. A. The specimens of *Anomia ephippium* and *Mytilus edulis* I collected at Villafranca, France. I am indebted to the curators of the Acad. of Nat. Sc., for the use of all other material.

Digitized by Google

Historical.

In working up the literature of this subject, I find, that with the exception of WILL and SIEBOLD, all the authors have confined their attention to the asiphonated forms and especially to the well known eye of *Pecten*.

J. X. POLI[1] in 1795 was the first to mention the fact that any of the *Lamellibranchiata* possessed eyes. He pointed out that *Ostrea* (*pecten*) *jacobaea* and *Spondylus gaederopus* possessed small bright ocelli distributed on the edge of the mantle in considerable numbers. He figures and gives a short account of their external anatomy.

In 1834 R. GARNER[2] describes the eyes of *Pecten*, *Spondylus*, and *Ostrea* as being »small, brilliant, emerald-like ocelli, which from their structure, having each a minute nerve, a pupil, a pigmentum, a striated body and a lens; and from their situation at the edge of the mantle, where alone such organs could be useful, and also placed as in *Gastropoda* with tentacles, must be organs of vision«. As far as this goes it is correct and is the first description of the minute anatomy of this organ.

In 1840 two authors added to our knowledge on this subject, A. E. GRUBE[3] and A. KROHN. The former laid down the law that invertebrate as well as vertebrate animals that are free to move about in the air or water, possess eyes in order to recognize their surroundings and to direct their movements[4].

He then says that snails possess eyesight and that acephales are blind and this is owing to their stationary condition. The only two genera, among the acephales, according to GRUBE, that can see are *Lima* and *Pecten* and these do not form exceptions to the rule as they have the power to move about from place to place by clapping their shells. He then enters into the anatomy of the eye and considers it in the three forms of *Pecten jacobaeus*, *P. opercularis* and *P. varius*.

---

[1] J. X. POLI, *Testacea* utriusque Siciliae eorumque historia et anatome tabulis aeneis illustrata. Parmae 1795. Vol. II. p. 107. *Spondylus* Tabula XXII fig. 1, 2, 4 et 5. *Pecten* Tabula XXVII fig. 5, 14 et 15.

[2] R. GARNER, On the nervous system of molluscous animals. Trans. of the Linnean Society. Vol. XVII. Pt. IV. p. 485 et seq. London 1834. p. 488.

[3] A. E. GRUBE, Über Augen bei Muscheln. MÜLLER's Archiv für Anat. und Physiol. Berlin 1840. p. 23 ff.

[4] »Dass Thieren mit freierer Ortsveränderung in Luft oder Wasser Augen gegeben sind, um ihre Umgebungen zu erkennen und danach ihre Bewegungen einzurichten.«

Digitized by Google

A. KROHN's[1] account is much fuller as to anatomy of the eye of *Pecten* and goes far ahead of that of any of his predecessors. He was the first to point out the existence of two nerves passing to the eyeball, these two being the splitting of the main nerve in the pedicle of the eye.

In 1844 WILL[2] investigated a number of *Lamellibranchiata* and found that a great many of them possessed eyes of great complexity. I have, unfortunately, been unable to consult the original article and know it only through TROSCHEL's Jahresbericht for 1844[3], and what subsequent authors have quoted or made reference to.

C. TH. v. SIEBOLD in his Comparative Anatomy of the *Invertebrata*[4] sustains the observations of WILL.

It is here said that the eyes of *Pholas*, *Solen*, *Venus* and *Mactra* are not on pedicles, but situated at the bases of the tentacles. In *Cardium* there is an extremely large number of contractile pedicles on the ends of which are the eyes; *Tellina* has the edges of the mantle set with small pedunculated eyes of a reddish yellow color; *Pinna* has on the anterior mantle edge forty short pedunculated yellowish brown eyes, while in *Arca* and *Pectunculus* are a large number of brownish red ones; *Anomia*, a form not investigated by WILL, has twenty brown sessile eyes situated between the numerous tentacles; in *Ostrea* the visual organs are the most numerous, and the most distinct eyes are found in *Pecten*.

M. DUVERNOY[5] in 1852 gave a short description of the eye of *Pecten maximus*, but advanced nothing new on this head and did not enter into the histology at all.

---

[1] A. KROHN, Über augenähnliche Organe bei *Pecten* und *Spondylus*. MÜLLER's Archiv für Anat. und Physiol. Berlin 1840. p. 371 ff.

[2] WILL, Über die Augen der Bivalven und Ascidien. FRORIEP's Neue Notizen a. d. Gebiete der Natur- und Heilkunde. Bd. XXIX. Weimar 1844. p. 81 und p. 99.

[3] Archiv für Naturgeschichte. XI. Jahrg. Bd. II. Berlin 1845. p. 297: »WILL stellte Untersuchungen über die Augen der Muscheln an. Er fand dieselben sehr hoch organisirt. Außer bei *Pecten*, *Spondylus*, *Ostrea* fand sie derselbe auch bei *Pinna*, *Arca*, *Pectunculus*, *Mytilus*, *Cardium*, *Tellina*, *Mactra*, *Venus*, *Solen*, *Pholas*, zuweilen in ungeheurer Zahl. Auch bei den Ascidien *Cynthia*, *Phallusia* und *Clavellina* wurden Augen nachgewiesen, und zwar 14, von denen 8 der Athem- und 6 der Afterröhre angehören.«

[4] C. TH. v. SIEBOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848. p. 262 u. 263.

[5] M. DUVERNOY, Mémoire sur le Système Nerveux des Mollusques Acéphales, Lamellibranches ou Bivalves. Mém. de l'Acad. des Sc. de l'Inst. de France. Tome XXIV. 1854. p. 69 ff.

Digitized by Google

W. KEFERSTEIN [1] investigated the eye of *Pecten maximus* and entered into a detailed account of the minute structure and supposes, as does LEYDIG [2], that it closely resembles a compound arthropod eye.

V. HENSEN [3] in 1862 gave by far the most complete account that we have of the eye of *Pecten*. He investigated the eyes of *Pecten jacobaeus* and *Arca* sp. (?) He entered into a minute account of the anatomy and histology of the eye a summary of which will be given later in its proper place (p. 456). He also investigated the forms described as possessing eyes by WILL, but was in the majority of cases utterly unable to find any trace of visual organs [4].

In the last edition of C. GEGENBAUR's Comparative Anatomy [5] he says, after considering the embryonic eyes of those mollusca which are blind in the adult state, that *Arca*, *Pectunculus*, *Tellina*, *Pinna* etc. have the organs (eyes) on special optic stalks; then after referring to *Pecten* and *Spondylus*, he says: »Although these organs have many peculiarities of structure, they agree in all essential points with the optic organs of the rest of the *Mollusca*«.

S. J. HICKSON [6] in 1880 takes up the eye of *Pecten jacobaeus*, *P. opercularis* and *P. maximus* considering carefully the minute anatomy. He differs from HENSEN in some points regarding the lens.

E. O. SCHMIDT [7] in 1882 gives a short general account of the eye of *Pecten* sp. (?) and rather doubts the fact of its being purely an organ of vision, observing that it is quite possible that it has another signification.

The last paper bearing upon this subject is a short note on the eye of a species of *Spondylus* by S. J. HICKSON (1882) [8]. He finds that

[1] W. KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere. § IX. Über den Bau der Augen von *Pecten*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. Leipzig 1862. p. 133 ff.

[2] FR. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie der Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.

[3] V. HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. Leipzig 1865. p. 220 ff.

[4] p. 221 Anm.: »Es wäre mir sehr lieb gewesen, wenn ich noch einmal frische Augen hätte prüfen können, aber bei erneuter und, wie ich meine, sorgsamer Prüfung der Auster und bei früherer Prüfung von *Mya* und *Cardium* habe ich trotz WILL's Angaben keine Augen finden können.«

[5] C. GEGENBAUR, Elements of Comparative Anatomy. Engl. edition by F. JEFFREY BELL. London 1878. § 272. p. 353.

[6] S. J. HICKSON, The eye of *Pecten*. Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. Vol. XX. London 1880.

[7] E. O. SCHMIDT, Handbuch der vergleichenden Anatomie. 8. Aufl. Jena 1882.

[8] S. J. HICKSON, The eye of *Spondylus*. Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. Vol. XXII. London 1882.

Digitized by Google

the eye of this form is essentially the same as that of *Pecten* and differs from it only in a few particulars.

The paper of DELLE CHIAJE[1] referred to by HENSEN[2] and two short papers of J. CHATIN[3] referred to by HICKSON I have not been able to find, and have to depend on the references for my knowledge of them.

The apparent disorder in the following pages may be perhaps explained here. I first examined in detail the histology of *Solen vagina* and *S. ensis*. I was then led to take up the other forms, namely: *Ostrea*, *Mya*, *Venus*, *Mactra* etc., as I could obtain them, and when fully satisfied with my results I went through the alcoholic collection of *Lamellibranchiata* of the Academy of Natural sciences, which I am sorry to say is not rich, neither are the specimens well preserved, and I am consequently in doubt as to many forms.

I then arranged the species that I had examined by families in their order beginning with the lowest; thus reversing the order of TRYON[4] in his Conchology.

This accounts for the fact that the detailed descriptions are scattered about.

I may here express my thanks to Mr. TRYON for his kind assistance in determining for me many of the species.

In entering now upon the special part of this paper I intend taking up in order the different forms of *Lamellibranchiata* that have been examined by myself and others. Owing to the bad condition of a number of the forms that I have examined I can give but fragmentary notes concerning them.

Taking up first the order *Asiphonida* I will first consider the

Fam. *Ostreidae*.

Ostrea virginica Linn. When the anterior border of the mantle of this species is examined it is found to be fringed with innumerable little tentacles ranging from 1 mm to 2 mm in length and arranged in three

---

[1] DELLE CHIAJE, Osservazioni anatomiche sull' occhio umano.

[2] V. HENSEN, Über das Auge etc. 1865. p. 158 and 222.

[3] J. CHATIN, Bulletin de la Société Philomatique. Paris 1877.

[4] G. W. TRYON, jr., Structural and systematic Conchology: an introduction to the study of the *Mollusca*. Philadelphia 1884. Vol. III. p. 116 et seq.

Digitized by Google

irregular rows. Inside of the inner row of tentacles is found a pigmented band differing greatly in intensity in different individuals.

I have sought in vain for any appearance of distinct eyes in this part, or in any part, of the mantle; and further none have been revealed by studying carefully a complete series of sections of the mantle-border.

It has been asserted by GARNER, WILL and SIEBOLD that *Ostrea* possessed eyes of great complexity. They may have examined certain forms that I have been unable to obtain, but as far as *Ostrea virginica* and *O. edulis* are concerned, I can state that no complex eye exists, nor any evidence to support their assertions. That these animals possess a limited power of vision there is no doubt, as it has been asserted by my friend Mr. J. A. RYDER[1], a most careful observer, that when a shadow passes over the extended edge of the mantle it is instantly retracted.

I will now take up the minute anatomy of this part, and endeavour to point out the seat of vision.

When a vertical section of the anterior border of the mantle is made we find the free edge thrown into three distinct folds (fig. 1 *a*, *b*, *c*). These are evidently longitudinal sections of the tentacles already spoken of. At the base of the central fold (*b*) is seen the transverse section of the large circumpallial nerve (fig. 1 *P.N.*). This nerve according to DUVERNOY[2] comes from the principal or posterior ganglion. In the same section it can be seen giving off branches into the tentacles. The circumpallial nerve does not consist entirely of nerve fibres, but ganglion cells may be seen scattered through it.

The body of the mantle is composed of muscular and connective tissue fibers, which cross each other in all directions, and imbedded in them may often be seen distinct nuclei. Between these fibers may be seen the blood spaces or lacunae (fig. 1 *b.s.*).

Passing through this mass of connective tissue, perpendicularly to the circumpallial nerve is seen a bundle of muscular fibers (fig. 1 *r.m.*); this bundle divides and, when a series of consecutive sections are examined, they may be seen to become fastened to the epithelial layer that forms the external covering of the whole mantle. One branch, seen in the figure (fig. 1 *d*), passes to the base of one of these folds. These bands

---

[1] J. A. RYDER, Primitive visual organs. Science. Vol. II. Cambridge, Mass. 1883. p. 739.

[2] DUVERNOY, Mém. s. l. syst. nerv. etc. 1854. p. 55.

Digitized by Google

serve to retract the edge of the mantle within the shell, so that it will not be injured when the two shells meet.

Besides these retractor muscles are seen the extensor muscles (fig. 1 *e.m.*), which in the section are cut transversely. This muscle when it contracts forces the mantle outward. These muscles naturally are placed on the internal surface (fig. 1 *B.S.*) of the mantle and are attached at intervals to the shell.

Covering the whole external surface of the mantle is an epithelium of columnar cells which may be classed under two heads, namely: that which lies in contact with the shell and cuticle (fig. 1 *s.e.*), and that lining the mantle which is directed toward the branchial cavity (fig. 1 *b.e.*). The former (*s.e.*) are much longer and larger, and the surface on which they are situated is thrown into a great number of folds, these are probably stretched out when the mantle is fully extended. These cells are very slender and it is very difficult to distinguish the separate cells. The nuclei, which have the shape of long sphaeroids, are situated at the deeper third of the cell and are very small and very narrow. These cells secrete the nacre which forms the internal layer of the shell.

The branchial epithelium (*b.e.*), which for us is the most important, forms a strong contrast with that lying next to the shell. The cells forming it are much smaller but more distinct. This epithelium is not thrown into folds as the other, but forms a continuous layer on the internal wall of the mantle.

These so-called pallial epithelial cells, however, are not all alike, for if we examine them closely we find a number of them pigmented. The cells containing pigment seem to be most numerous and best developed between the inner two folds (fig. 1 *b* and *c*) of the mantle border. Pigmented cells are also found scattered along the pallial side of the mantle, and these are the cells which form the black band before mentioned.

In examining these pigmented cells with a high power we find them very peculiarly constructed. They are columnar cells possessing a very large and almost spherical nucleus. At the free end, or that part directed toward the exterior world, we find that there is a collection of fine pigment granules of a dark brown color (fig. 2). This pigment occupies the outer fourth of the cell and does not seem to be of equal thickness, being thinner in the centre or axis of the cell. The rest of the cell is filled with a granulated protoplasm in which is embedded the large nucleus. The nucleus is nearest the tunica (fig. 2 *t*) on

Digitized by Google

which the cell is placed. As is seen in the figure all the cells are not of the same shape. There is one set (*a*) in which we have the pigmented portion at the broadest part of the cell, the base in fact; the other part of the cell tapers to the tunica. These cells possess a nucleus which appears oval. In the other set, in which the nucleus is spherical, the proportions are reversed, the broad base resting on the tunica, while the apex is wedged in between the bases of the other set. I am not prepared to say whether the cells of this set contain pigment, as they are very small and the end that passes outward is so fine, that, although I used a strong immersion lense of ZEISS I was unable to satisfy myself fully on this point.

On the top or external part of the cell there is seen a transparent membrane (fig. 2 *c*), which seems to be continuous over all the pigmented cells. It is of a homogeneous nature, highly refractive, and takes no color in either picro- or borax-carmine. When the epithelium is separated from the underlying cutis, and the cells that compose it are a little scattered, this transparent membrane or cuticle, if it may be so called remains intact, that is, each cell is broken off from it leaving it unbroken. It may be seen projecting beyond the cells, which are represented in the figure (fig. 2 *c*).

On those cells possessing a cuticle no cilia could be detected. A cuticle is probably formed by each cell and then these separate pieces become welded together so as to form a continuous whole.

FRAISSE[1] found something similar to this in the eye of *Fissurella*, that is to say, he found non-pigmented cells between the pigmented ones and supposed these latter to form the lense and vitreous humor. But in *Ostrea* I am inclined to believe that each cell produces the cuticle which overlies it.

Now it is my opinion that the seat of vision is situated in these pigmented cells with a highly refractive cuticle. This view is supported by the fact that similar cells are found in *Patella* by FRAISSE[1] where no lens whatever is present. This point will be considered later on.

I may call attention here to the so-called epidermis (really cuticle, fig. 1 *cu.*) of the shell passing in between the external fold *a* and middle fold *b*. This membrane is formed by the cells lining the internal side of the external fold.

---

[1] P. FRAISSE, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. Leipzig 1881. p. 461.

Digitized by Google

As regards the other species that I have examined — *Ostrea edulis*, I may say that we have essentially the same state of affairs here as in *O. virginica*. I found no evidence of differentiated eyes on the mantle edge, that have been spoken of by former writers on the subject. This is probably the form that the European writers have investigated.

Fam. *Anomidae*.

Anomia ephippium has according to SIEBOLD twenty brown sessile eyes situated between the numerous tentacles. In this as in the preceding form I was unable to find any evidence of a differentiated eye.

The mantle, which is capable of being contracted to a considerable distance within the shell, is densely set with tentacles. The upper border of the mantle is strongly pigmented and thrown into regular folds; from the bases of these folds spring the non-pigmented tentacles, thus causing the pigmented surface to round up, and this is what SIEBOLD mistook for the sessile eyes. On the lower border[1] we find scarcely any pigment at all, and this side of the mantle forms a strong contrast with the opposite mantle border. The pigment that is present in the lower border is collected into little spots lodged at the bases of the numerous folds into which the mantle is thrown. The tentacles here are also not pigmented and are about as numerous as they are on the upper border.

These small dots of pigment may also have been mistaken for eyes by SIEBOLD.

Now by carefully examining a series of sections of the mantle border I found no trace of »sessile eyes«. The pigment is black and in very regular spherical granules deposited only in the epithelial cells. The characteristic refracting cuticle is present, but not so distinct as in *Ostrea*.

I have unfortunately no experimental evidence in this species, that any visual power is present, but from the form of the cells and that SIEBOLD supposed eyes to be present, I think I can safely assume that such is the case.

Fam. *Pectinidae*.

Pecten. The species of this family have been generally those taken for the investigation of the eye among the *Lamellibranchiata*, and the

[1] I use the term upper and lower, instead of right and left for convenience. The term lower being that which is on the shell, which is attached to the foreign body.

Digitized by Google

anatomy and histology of this complex organ has been well worked out. In passing it is strange to note that although many authors have stated that other forms possessed well developed eyes, *Pecten* have always been taken for study (except by WILL and SIEBOLD) and no mention of the anatomy of the eyes of other forms given, except that they were similar organs.

The following species of *Pecten* have been studied: *P. jacobaeus*, by POLI, GRUBE, KROHN, HENSEN and HICKSON; *P. opercularis* by GRUBE and HICKSON; *P. varius* by GRUBE, and *P. maximus* by DUVERNOY, KEFERSTEIN and HICKSON. The species studied by GARNER is not given, but is probably *P. maximus*. WILL and SIEBOLD'S species are not given.

As the anatomy and histology of this so-called eye are so well known, I will only give a brief account of it; and I may add the species *P. hastatus* and *P. magellani* to the number examined.

The eyeball is placed on a stalk or pedicle, which is covered by a pigmented layer of epithelium, which extends into the eyeball as far as the edge of the so-called cornea; here the epithelial layer looses its pigment and becomes transparent and forms the anterior part of the ball; HENSEN did not find this epithelial layer, but thought it might be present. From the observations of HICKSON and SCHMIDT and my own preparations I do not doubt the existence of it.

The cells of the pigmented epithelium have a strange form and are worthy to be taken up and considered in detail. They bear a close resemblance to the pigmented cells that I have described for *Ostrea*. Two thirds of their length is filled with pigment (fig. 15 *a* and *b*) and HENSEN says that from some of his preparations he thought that they might possess cilia (fig. 15 *b*). He further adds that the cells give the impression of being organs for the perception of light. My preparations show similar cells, although no evidences of cilia are present. It may be that I have not handled the object with sufficient care.

The eye is made up of, anteriorly the cornea, consisting of the transparent epithelium resting on a hyaline membrane which is a thin continuation of the connective tissues of the stalk. The lens which fills the space immediately behind the cornea is large and made up of nucleated cells. The lens is considered to be a spherical body by both KROHN and KEFERSTEIN, while HICKSON considers it elliptical. HENSEN considers the cells making up the so-called lens to fill up the space between the retina and the anterior wall of the eye, making the shape of an irregular biconvex form. This latter statement I am inclined to

Digitized by Google

believe to be the correct one and I am inclined to consider that the definite described shape is due to contraction from the use of reagents; and then HICKSON says that when removed, in the fresh condition, it is not elliptical as in hardened sections, which he explains as being due to relaxation of its ligaments.

From the careful investigations of HENSEN and preparations of my own I am led to believe that the lens fills up the whole space and is not the elliptical body figured and described by HICKSON.

Posterior to the lens is the retina, which extends across the middle of the eye, perpendicularly to the axis of the eye and stalk. It is separated from the posterior part of the eye by a thick layer of reddish pigment. According to HICKSON the retina is made up of five layers and to HENSEN only of three. I do not consider it necessary to go into details concerning this part, as it differs somewhat in form in different species.

Posterior to the retina is the tapetum, which gives rise to the metallic lustre so striking in the living eye. Posterior to the tapetum and filling up the cavity between it and the posterior wall of the eyeball is a mass of red fluid pigment consisting of »a number of bright red granules«. A layer of cells according to HENSEN forms the posterior part of the eye, the existence of which is denied by HICKSON. I have preparations which demonstrate the existence of this layer and the distinct cells and nuclei beyond all shadow of doubt; in my case however the cells are by no means as large nor as tall as those represented by HENSEN, and are not pigmented.

The nervous supply of this organ is very complicated; two nerve branches entering at two different points. The nerve comes from the circumpallial nerve, as do nerves passing to the tentacles between which the eye is situated. The branch which passes to the organ in question divides into two branches, one passing into the base of the ball called by HICKSON the complementary nerve and the other he calls the retinal, which passes up and enters the side of the ball and is distributed to the anterior surface of the retina.

The question as to the function of this organ is one of considerable interest. HICKSON states that a few experiments have been made on this subject, concerning the visual power of this animal, and he says: »It is very doubtful whether they (the so-called eyes) are of much value to the animal in avoiding its enemies. The most reasonable theory of their function seems to be that when on the ebbing of the tide, a probability arises that they will be left high and dry on the shore, they can appre-

Digitized by Google

ciate the fact by the growing intensity of the light, and by that peculiar flapping motion of the valves the Pectens are so remarkable for, move away into deeper water« [1].

This theory may at once be set aside when we consider that the *Pectens* of the Mediterranean, where we have practically no tide at all, a state of affairs that has existed for an exceedingly long period of time, have as well developed eyes as those found on shores where tides do exist; and further it seems hardly probable that such a complicated organ would have developed to determine for the animal, whether it be out of water or not.

Now I am inclined to believe, as has been suggested by HENSEN [2], that the pigmented epithelial cells that cover this organ and the stalk on which it is situated, and the only place where we find a marked deposit of pigment, is the seat of vision for these animals and that the so-called eye may be an organ of some other sense, as suggested by SCHMIDT [3]. If this supposition be correct we should have the sense of vision of the same grade as that of other Lamellibranchs. If the organ in question is so highly developed, we must necessarily conclude that vision, if this be the sense, is also highly developed, which does not appear to be the case. And were this organ an eye of high grade its advantage to the animal could not be very great, as the food and safety of the animal does not require such perfected vision. The pigmented cells (fig. 15) with the refractive ends, seem to answer the limited vision that they possess.

As regards the complicated organ known as the eye, I might suggest that, if this be an eye, it is one where we have no true pigmented layer in any direct relation to either the nerve or the retina. The mass of red pigment and the metallic-like tapetum would hardly answer the place of the black choroid coat so essential to the eye.

Fam. *Limidae*.

The species of *Lima* examined by GRUBE is not given neither does he consider the anatomy of the eye. He merely states that *Pecten* and *Lima* are the only Lamellibranchs that can see, and then considers only the anatomy of the eye of *Pecten*.

The tentacles fringing the border of *Lima squamosa*, the only

---

[1] S. J. HICKSON, The eye of *Pecten* etc. 1880. p. 454.

[2] V. HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden etc. 1865. p. 221.

[3] E. O. SCHMIDT, Handbuch der vergleich. Anatomie etc. 1882. p. 181.

Digitized by Google

species that I have had opportunity to examine are comparatively very long, but have no pigment deposited in them whatever; neither could I find any trace of pigment at the bases of the tentacles to sustain the fact that, according to GRUBE, *Lima* can see.

Fam. *Spondylidae.*

The investigators who have mentioned that *Spondylus* possess eyes are POLI, GARNER, WILL, and HICKSON. The only one who entered upon the anatomy and histology was HICKSON, who finds the form of the organ essentially the same as the so-called eye of *Pecten*. The species investigated by POLI was *Spondylus gaederopus*, the other authors did not give the specific name.

Although it has not been mentioned whether the pigmented cells of the epidermis of the eye and stalk of *Spondylus* are capped with a refractive cuticula, I feel quite sure in stating that such exists, as the organs are so similar in every respect to those of *Pecten*. HICKSON did not observe them even in *Pecten* and consequently did not mention it, in the short account of *Spondylus*.

Fam. *Pinnidae.*

I am unable to find out the species investigated by WILL and SIEBOLD and further have not had the opportunity of examining any specimens. Vision is no doubt present as the observations of WILL and SIEBOLD are supported by GEGENBAUR, but I am very doubtful, if any complicated organ is present.

Fam. *Aviculidae.*

I have had the opportunity of examining a species of *Avicula* from Panama (*A. sterna?*). As far as I know this genus has never been investigated as regards vision and so I have no experimental proof of such. The whole edge of the mantle is well furnished with tentacles, at the bases of which are found well defined pigmented grooves. On the cone-shaped tentacles about half-way up was found a pigmented band, that extended around the cone and in breadth was about equal to half the height of the cone.

These conish tentacles were comparatively short and measured from about 1 mm to 2,5 mm in length. I could find no trace of specialized eyes. I am inclined to believe that these pigmented grooves and bands answer the purpose of vision. The animal was not in a fit condition to settle the question by sections, and so I have to conclude from

Digitized by Google

the general resemblance to other forms where the point is settled beyond question of doubt.

Fam. *Mytilidae.*

Mytilus edulis. I have unfortunately not had opportunity to observe whether this animal retracts the edge of the mantle when a shadow passes over it, but the character of the pigmented cells that line the edge of the mantle so agree with those forms that have vision, that I do not hesitate to say that vision exists, especially as this is one of those forms stated by WILL to possess highly complex eyes.

The mantle-edge in this species is not fringed with tentacles, but is thrown into folds between which the pigmented cells are found. Into the most external fold as in *Ostrea* extends the cuticula, which here is much thicker than in *Ostrea*; at the base of this fold is attached a muscle, the retractor. The extensor muscle is also present, but is not so distinctly marked off into bundles as that described for *Ostrea*. The circumpallial nerve is situated a little distance from the base of the 2. fold.

The epithelial covering may here also be divided into two categories. Those which form the nacre of the shell situated on the external face of the mantle and the more distinct columnar cells among which are found the pigmented ones, in relatively the same proportion as in *Ostrea*.

These pigmented cells are much longer than those of *Ostrea* being about four times as long but not much broader (comp. fig. 2 and 3) [1]. They have a broad base which is directed outwards, then tapers to nearly a point where they rest on the tunica (fig. 3 *t*). The pigment, which is of a dark brown color, occupies about one fifth to one sixth of the cell. The nuclei are large and distinct and are situated in the granular protoplasm of the cell near the pigment, that is, in the upper second fifth of the cell a little above where the commencement of the tapering begins.

We find in *Mytilus* as in *Ostrea* between the pigmented cells another set of cells, which have their broad ends resting on the tunica (fig. 3 *t*), while the narrow pointed end extends up between the large bases of the pigmented cells. Here also as in *Ostrea* I could not satisfy myself, whether these pointed ends were pigmented or not. This state of affairs seems only to exist when the seat of vision is on the mantle-

[1] The figures 2, 3, 5, 8, 9 and 16 are all drawn with a camera lucida of ZEISS with obj. Immersion No. 3 and ocular No. 3, in order they would all be on the same scale to compare the sizes.

Digitized by Google

edge, while no trace of this second set of cells is present in the forms with siphons.

These latter cells are filled with a granulated protoplasm, which seems to take less of the staining fluid than that of the pigmented cells, so that a contrast between these two sets of cells is formed. The nuclei are spherical and are placed in the broad ends of the cells, between the tapering ends of the pigmented cells.

Those pigmented cells, as well as the other cells that line the wall of the branchial chamber, I feel convinced are ciliated, and I am inclined to the same opinion as regards the corresponding one in *Ostrea*, but I could not proove it entirely to my satisfaction, and consequently will not state that such is the case. Those cells situated in the folds then do not seem to have any trace of cilia.

Dreissensia polymorpha. Here also I am sorry to say that I have no experimental evidence of vision, but the anatomical structure agrees so exactly with other forms, on which I have experimented that I do not hesitate to say, that vision is present.

The mantle in this species is closed and with only a small byssal orifice; the siphon is only indicated by two specialized openings at the anterior part of the animal, in which considerable pigment is deposited.

When sections of these simple siphons are made, large and clearly defined cells are seen, which are somewhat smaller but much broader than those found on the mantle-edge of *Mytilus*. On those cells, in which pigment is found, a clear and refractive cuticle is seen; this cuticle is greatly developed and exceeds, in fact, that of any other Lamellibranch that I have examined (fig. 16 *c*). The nuclei are long and large and the pigment is deposited between them and the cuticle (fig. 16).

These pigmented cells are deposited in a groove, which extends around the mouths of the siphons.

Fam. *Arcidae.*

Arca incongrua was found to possess no trace of a deposit of pigment in the mantle. WILL, however, states that *Arca* has complicated eyes on the mantle, but I do not know what species he examined. In *Arca americana* there are crescent-shaped deposits of pigment at regular intervals a little above the mantle-edge on its exterior surface, no other trace of visual organs are present.

Pectunculus sp. (?) The fact of this form possessing highly developed organs of sight, is known to me only through the works of WILL, SIEBOLD and GEGENBAUR; SIEBOLD stating that numerous brownish-

Digitized by Google

red eyes were present in both *Arca* and *Pectunculus*. GEGENBAUR also sustains the fact that the genera possessed eyes.

Fam. *Cardiidae.*

I have had the opportunity of examining macroscopically the mantle-edge of *Cardium muricatum*, *C. edule* and *C. magnum*. WILL and SIEBOLD, both state that *Cardium* possesses eyes, the latter goes so far as to state, that the shining eyes are situated on the ends of contractile tentacles, which fringe the external openings of the two short mantle-tubes (siphon) and are extraordinarily numerous. I do not know the species examined by these authors, but I can state as regards the species *C. edule*, *C. muricatum* and *C. magnum*, that not the slightest trace of any such organ was present, and further I could find no trace of a deposit of pigment. It is true, that the specimens that I examined, had been in alcohol for a long time and the deposit of pigment or small organs may have become destroyed.

Fam. *Veneridae.*

Venus mercenaria. When the living siphon is extended, it projects but a few millimeters beyond the edge of the shell. When the siphon is cut open, we find that the internal length is about 1,5 cm. The external surface of the siphon is brownish and toward the orifices of the siphons it becomes peppered with black pigment being quite black at the very end. Internally the siphon presents a yellowish color also blackened toward the exterior opening.

If the mouths of the two apertures of the siphon be examined, they will be found to be fringed with fine processes or tentacles measuring about 1 mm in length. These tentacles are most numerous and best developed at the edge of the branchial siphon and very scarce and small at the anal. A black line is seen to extend on the partition which divides the two siphons.

When sections are made of the end of the siphon, so that the wall is cut through parallel to its greatest length, we find on both sides of the section, that is the external and internal surface of the siphon, a layer of well developed and distinct columnar cells. This layer of epithelium is thrown into numerous folds as is seen in fig. 4. This layer of cells lies on the cutis, which is made up of connective tissue and muscular fibers with distinct nuclei. In the middle of the wall of the siphon are seen numerous parallel fibres, which, in connection with the retractor muscle, serve to withdraw the siphon.

Digitized by Google

Among the columnar epithelial cells of the siphon are found pigmented ones scattered about in irregular groups, these are especially numerous near the external orifices of the siphon. The pigmented cells seem to be of the same size as those, which contain no pigment, and both are covered with a transparent covering, a cuticle.

The pigmented cells of *Venus* are by far the longest of any that I have examined (fig. 5). In shape they are similar to those of *Mytilus*, the cuticle however is much thicker in proportion. In *Venus* however we do not have any of the cells that lie between the tapering ends of the cells. A space is consequently left here, which is due probably to the contraction of the protoplasm, the pigmented part of the cell being more dense, does not contract so much.

The nuclei of these cells are very long and narrow and more or less surrounded with the pigment (fig. 5).

Venus is another of the forms in which WILL found very complex organs of sight. I however have sought in vain for such organs; but I can assert that the animals perceive shadows, which pass over the extended ends of the siphons and they rapidly contract them.

Venus verrucosa is another species, that I have had opportunity to examine, and found the end of the siphon much pigmented and dark pigmented grooves at the bases of the tentacles.

In *Tapes decussata* well developed pigmented spots were found at the extremity of the siphons.

Fam. *Petricolidae.*

Petricola pholadiformis. Through the kindness of Mr. FORD, I have been able to examine several fresh specimens of this species. The siphons are large, and the branchial and anal siphons are not joined at the extremity. The ends of the siphons are more or less pigmented at their external openings, these being more on the branchial than anal siphon.

When sections are made the cells forming the pigmented spots are found to be essentially the same as the pigmented cells already described. These cells differ, however, in the fact that the pigment is more or less collected at that part of the cell nearest the base, that is, where the cell is attached to the tunica. Here the pigment seems to be deposited around the nucleus leaving the clear granulated protoplasm between the pigment and the transparent, homogeneous cuticula. The pigmented epithelial cells as a rule are placed at the base of slight folds, thus being more or less protected.

Digitized by Google

In *Saxidomus Nutallii* (Conrad) the siphon is well developed and darkly pigmented at the extremity.

Fam. *Tellinidae.*

WILL states that *Tellina* is one of the forms, which have well developed eyes. I can safely say from the specimens, that I have examined of *Tellina tenta*, that I found not only no trace of eyes, but also no pigment deposit present.

Fam. *Mactridae.*

With *Mactra solidissima* I have had the opportunity to experiment and found the same sensitiveness to light and shadow that I have found in other species, with which I have experimented.

The siphon is well developed, not very long but quite robust. The external mouths of the siphon are densely fringed with tentacles from 1 mm to 2,5 mm in length, these tentacles are short and thick and really have more the appearance of cones than of tentacles.

When sections of this part are made and examined, we find no essential difference from those already described. The cells contain a brownish black pigment and are about the same length as those of *Solen* (fig. 9), the pigment being deposited next to the well marked and transparent cuticle. The pigmented cells here seem as in the preceding form to have a tendency to form into grooves or at the bases of the tentacles for protection, this being a step in advance of those forms, where the pigmented cells are simply scattered in the general epithelium.

In the other species that I have examined, *Mactra ponderosa*, the grooves were pale, but distinct at the base of the tentacles, and the siphon tolerably well developed.

Fam. *Myacidae.*

In *Mya arenaria* the siphon is from one to one and a half times the greater length of the shell; the whole is covered with a comparatively thick cuticula, which is thrown into innumerable folds, when the siphon is contracted. This cuticula is a continuation of the cuticle, which covers the thick border of the mantle and the newly formed border of the shell. The cuticula is thinnest near the external end of the siphon.

The end of the siphon is quite black and pigment in spots occurs for quite a distance below the end. The mouths of the siphons are sur-

Digitized by Google

rounded by tentacles, which are more distinct than in *Venus mercenaria*; there are three or four rows of tentacles the smallest outside and the largest inside, the outer ones measuring about 1 mm in length, while the inner are about twice as long (2 mm).

At the base of the inner and longer row of tentacles is seen an intensely black band, which passes around on the internal wall of the siphon, and is present in both the anal as well as the branchial siphon; at the basis of the other tentacles are seen little lines of black pigment.

When a longitudinal section of the wall of the siphon is made and somewhat magnified, we have a figure as is represented in fig. 6. At *a* we have a section of the black band lying at the base of the internal row of tentacles; *c* is one of the external tentacles showing a patch or groove of pigmented cells at each side of the base.

The substance of the siphon is seen made up of muscular fibers and connective tissue between the bundles of which are seen the lacunae (fig. 6 *l*).

When the patches of pigmented cells are more strongly magnified, we find that they are of greater length than the epithelial cells, which are not pigmented (fig. 7). We find that, as in the case of *Mactra*, the pigmented cells are concentrated into groups, where they are protected as at the base of the tentacles, or inside the siphon, but few are exposed at the external wall.

The cuticula which extends over the cells, is thickest on those cells, that are farthest from the edges of the groove or patch of cells (fig. 7), it gradually diminishes in thickness, so that none is present, where the unpigmented epithelium is reached. The pigment seems to be thickest, or most opaque, in the center of each cell, so as to give the cells the appearance of containing rods (fig. 7).

When the pigmented cells are examined with a high power, we find that they are essentially the same as those described for other species (fig. 8), save that the pigment instead of being dark brown is jet black in color.

Fam. *Solenidae*.

Solen vagina. This is the form by which my attention was first directed to investigate the visual organs of *Lamellibranchiata*, and with which I made the most extended and complete experiments, leaving not the shadow of doubt, that visual power existed in these animals.

A preliminary account was published on November 6, 1883[1],

[1] B. Sharp, On Visual Organs in *Solen*. Proc. of Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia. 1883. p. 248.

Digitized by Google

giving the results of my observations on this genus. The siphon in this form is not long in proportion to the length of the animal, as we found it to be with *Mya*, but well developed. The mouths of the siphon are beset with short conical tentacles, which are arranged in many rows. At the bases of the tentacles and well protected from injury are seen dark grooves, some of them being from 1 to 1,5 mm in length. These are very numerous and often as many as fifty or seventy five have been counted in good sized individuals. WILL describes *Solen* as possessing eyes, unless he had reference to the pigmented grooves I could nowhere detect anything like an eye, especially one as complicated as he describes, although I have carefully examined the siphon both with a lens and by making long series of sections of it.

These grooves are distinctly seen with the naked eye, and as these are the only places, where pigment is found, I think that we are safe in concluding that the seat of vision, which is undoubtedly present, is placed in these grooves.

When sections are made cutting the free end of the siphon vertically, we find that these grooves are composed of pigmented cells similar to those already described for other forms, and as a rule those cells situated at the base or bottom of the groove are longer than those placed higher up. Occasionally when a collection of these cells line only one side of a groove as sometimes occurs, we find that those farthest from the edge are the longest as I have depicted in fig. 14.

When these pigmented cells are highly magnified (fig. 9), we find the nuclei almost if not absolutely spherical; the cells are typical cylindrical cells. The pigment is of a brown color and most dense at the free end of the cell and gradually diminishing as we approach the nucleus, the lower parts of the cells are filled with granular protoplasm. These cells do not seem to contract at the end in which the nuclei are placed as seems to be the case with similar cells of *Venus* (fig. 5) and *Mya* (fig. 8). Whether this is due to the fact, that *Solen* was more carefully prepared than the other two, or whether it is characteristic in *Venus* and *Mya* I am not prepared to say.

No nerves could be detected in *Solen* nor in any other form that I have observed.

As regards *Solen ensis* I may say, that we have practically the same state of affairs. I could in no way detect any difference. I also had opportunity to experiment with this species and with just the same result as was obtained for *Solen vagina*; but as to *Solen viridis*, a small form, the siphons ended abruptly and there was no trace whatever of

Digitized by Google

tentacles nor pigmented grooves. I do not know the habits of this form and never saw it alive, but from the form of the siphon and absence of pigment I doubt if it has any power of vision.

Besides the pigmented cells were found other peculiar cells scattered here and there through the epidermis to which I will merely call attention. These I have represented in fig. 10; they are clear cells situated between the columnar cells of the epidermis, the nuclei, situated near the tunica seem to be crescent-shape, this however may be due to the action of reagents — these cells are tolerably numerous and could be found in all the specimens that I cut.

Summary.

In all the forms that I have examined, *Spondylus* and *Pecten* possibly excepted, I find that the seat of vision rests in a number of pigmented epithelial cells, which have at the free end a fine homogeneous cuticle, which is highly refractive. Although I could find no evidence that nerves were distributed to these cells, it is reasonable to suppose that they are supplied with nerves as are the cells of the general epithelial surface. Now when we compare these cells with those found in the eyes of *Patella*, situated at the base of the tentacles, we find here a similar state of affairs. As is shown by Fraisse [1], the eye of *Patella* is a simple invagination of the epidermis, forming a sac which is open exteriorly, and allows free access to the surrounding medium, water. Fraisse could find no evidence of nerves being distributed to this organ. The pigmented cells which lined this invagination were supplied with nerves that were distributed to the general epithelium as was the case with the *Lamellibranchiata*, that I examined. The pigmented cells, which make up the eye of *Patella* (fig. 12), have essentially the same form as those found in the *Lamellibranchiata*. Now in the *Lamellibranchiata* we have even a simpler form of visual organ, than that of *Patella*, for in *Patella* we have the organs specialized in number, two, and situation — in the base of the tentacles at the anterior or oval end of the beast. In the *Asiphonata* the vision is very generalized — patches of pigmented cells scattered at large at that portion of the animal most exposed to light and danger. A somewhat higher grade is seen in the *Siphonata*, where the pigment is more localized in the lower

[1] P. Fraisse, Über Molluskenaugen etc. 1881.

Digitized by Google

forms, while much more so in *Solen*, *Mactra* etc. where the pigmented cells are in grooves at the base of the tentacles and protected by them.

Now the simplest form of organ capable of vision must have pigment to absorb the light and a refractory body, as is exemplified in the lowest known form of visual organ, the eye spot of *Euglena viridis*, a flagellate infusorian; here only a part of a cell acts as an organ of vision.

In *Ostrea* the conditions necessary for sight are present, a number of cells that contain pigment and have as their external surface a highly refractive body, the transparent cuticle, and that vision is present is proven by experiment[1]; further the fact that these cells are placed only where they could be of use to the animal. Morphologically eyes should be at the oral extremity of the animal, where we do find them in the larvae of some of the *Lamellibranchiata*[2]; but the organs of vision found in the adult are only physiologically eyes — adaptive or cenogenetic organs.

They are generalized and scattered more or less on the whole mantle, but principally at the posterior end, this we find to be more or less the case in all the *Asiphonata*. When a higher stage is reached, and a siphon begins as in *Dreissensia polymorpha*, we have the cells concentrated on that part of the mantle (siphon), which extends farthest from the shell. In *Dreissensia* and *Venus* where, when the animal is disturbed it retracts the siphon wholly within the shell, we have the pigment cells in spots on the surface of the siphon without any particular protection. In *Mya*, however, where the siphon can hardly be retracted within the shell, we have the pigment cells protected by being placed in grooves at the base of the tentacles, where in the rapid withdrawal of the siphon through the sand, in which the animal lives no injury to the delicate organs takes place.

A step higher we have the state of affairs in *Solen* and *Mactra*, when the pigmented grooves are only at the bases of the tentacles, and the grooves more or less specialized in number and complexity. A more highly developed or specialized type is *Patella*, where the grooves are specialized to a spherical pit, but still open and bathed with the surrounding medium.

These are probably the steps taken in the phylogenetic development of the eye, first general, then specialized to that part of the

---

[1] J. A. Ryder, Primary Visual Organs etc. 1883.

[2] C. Gegenbaur, Elem. of Comp. Anat. etc. 1878. § 272. p. 353.

Digitized by Google

animal where it be of most use, and in the majority of cases this would be at the oral end of the animal; but in the *Lamellibranchiata*, where we have probably a degenerate group and the head atrophied or absent and not exposed to the light, the morphological eyes have become lost and other adaptive organs developed, where they would be of the greatest service.

We have therefore in the *Lamellibranchiata*, the obliteration through disuse of true and perhaps once tolerably well developed eyes and the formation of adaptive visual organs either in an early stage of development or they have reached a state sufficiently high for the uses of the animal.

In a higher form even than *Patella* we have an interesting advance as shown by FRAISSE in *Haliotis*. Here we have a lens present, but the eye still open anteriorly; the pigmented cells, however, which form the ball of the eye have no trace whatever of the refractive cuticle (fig. 13) seen in *Patella* and the *Lamellibranchiata*, the want being supplied by a distinct lens. Nerves also are so differentiated as to be seen in this form.

I may add here that I saw no such appearance in the *Lamellibranchiata*, when I made transverse sections of the whole cell as FRAISSE represents for *Patella* (fig. 11). I am inclined to think that he made an error in stating, that the clear protoplasm extended to the surface as he represents. I had found that the cells of the *Lamellibranchiata* also were clear of pigment in the center, but by studying very thin sections and also oblique ones, I came to the conclusion, that this only existed at the lower part of the cell, when the pigment became deposited on the sides of the cells, at the ends, however, the whole was filled with pigment.

End of March 1884.

Digitized by Google

Explanation of Plate 26.

Figures 2, 3, 5, 8, 9, 16 are all drawn to the same scale to give their relative sizes. Figures 11, 12, 13 are copied from FRAISSE and figure 15 enlarged twice from a figure by HENSEN. The colored figures stained in borax carmine.

Fig. 1. Radial section (perpendicular to mantle-edge) of the edge of the mantle of *Ostrea virginica*: *a* external, *b* middle, and *c* internal fold of mantle's edge; *b.e.* epithelium of the external wall of the branchial chamber; *B.S.* Branchial side of the mantle; *b.s.* blood spaces in the mantle; *cu.* cuticle of the shell; *d* a branch of the retractor muscle (*r.m.*); *e.m.* extensor muscle; *P.N.* transverse section of the circumpallial nerve; *s.e.* epithelium, which lies next to the shell.

Fig. 2. Five pigmented retina cells from the edge of the mantle of *Ostrea virginica* (for letters see text p. 453).

Fig. 3. Five similar cells from *Mytilus edulis* (for letters see text p. 460).

Fig. 4. Part of section of siphon of *Venus mercenaria*, showing the pigmented epithelium.

Fig. 5. Five pigmented retina cells from the siphon of *Venus mercenaria* (letters as in fig. 2).

Fig. 6. Longitudinal section of the external end of the siphon of *Mya arenaria*: *a* internal band of pigmented cells; *b* space between external and internal row of tentacles.

Fig. 7. Magnified view of base of tentacle marked *c* fig. 6.

Fig. 8. Four pigmented retina cells from the siphon of *Mya arenaria* (letters as in fig. 2).

Fig. 9. Three similar cells from *Solen vagina* (letters as in fig. 2).

Fig. 10. Epithelium from siphon of *Solen ensis* (for explanation see text p. 467).

Fig. 11. Transverse section of retina cells of *Patella coerulea*. The pigment collected on the walls of the cells (copied from FRAISSE, Taf. XXVI fig. 11).

Fig. 12. Three retina cells from the eye of *Patella coerulea* (copied from FRAISSE, Taf. XXVI fig. 12).

Fig. 13. Six retina cells from the eye of *Haliotis tuberculata* (copied from FRAISSE, Taf. XXVI fig. 13).

Fig. 14. A group of retina cells of *Solen vagina*.

Fig. 15. Pigmented cells from epithelium of the eye of *Pecten* (copied [enlarged] from HENSEN, Taf. XXI fig. 98 *f* and *f'*).

Fig. 16. Four retina cells from the siphon of *Dreissensia polymorpha* (letters as in fig. 2).

Digitized by Google

Fig. 2

Digitized by Google

Digitized by Google

Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere Scopelus.

pel

Dott. Carlo Emery,

Professore nella R. Università di Bologna.

Con Tavola 27.

Dacchè nel 1864 LEUCKART [1] richiamò l'attenzione dei naturalisti sulla particolare struttura delle macchie splendenti degli Scopelini e di alcuni altri pesci, ed espresse il sospetto che fossero occhi accessori, due altri osservatori si sono occupati di questi organi misteriosi ed interessanti. — USSOW [2] ne ha studiato la struttura a Messina su materiali freschi; più tardi LEYDIG [3] se n'è occupato diffusamente, in due lavori successivi, avvalendosi di esemplari alcoolici. Riferirò anzitutto in poche parole quanto questi autori ebbero ad osservare.

Ussow partisce in due categorie gli organi che costituiscono le macchie splendenti, e considera gli uni come probabili occhi accessori (*Chauliodus*, *Astronesthes*, *Stomias*), gli altri come organi glandolari (*Maurolicus*, *Argyropelecus*, *Scopelus*). Prescindendo dalle osservazioni dell' autore sulle altre forme, l'unica figura ch' egli dà di una sezione attraverso una macchia splendente di *Scopelus* (tav. III fig. 13) è tanto dissimile dal vero che non riesco a spiegarmene la inesattezza, fuorchè supponendo che l'autore abbia scambiato un preparato con un altro, nel disegnarlo. Tale è pure l'opinione di LEYDIG in proposito [4].

LEYDIG partisce le macchie splendenti dei pescie in tre categorie: 1) organi oculiformi (augenähnliche Organe), propri degli *Stomiatidae*

[1] Bericht über die Versammlung der Naturforscher u. Ärzte in Gießen. 1864.

[2] Über den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bull. Soc. Nat. Moscou. 1879.

[3] Über die Nebenaugen des *Chauliodus Sloani*. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1879. — Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.

[4] Augenähnliche Organe. p. 40.

Digitized by Google

e *Sternoptychidae*; 2) organi a forma di perle (glasperlenähnliche Organe), che sono le macchie rotonde dei fianchi e del ventre degli *Scopelus* e sono propri di questo genere; 3) organi luminosi (Leuchtorgane) o macchie perlacee (Perlflecken), le quali si trovano in diversi punti del corpo di alcune specie di *Scopelus*, ed occupano estensioni maggiori o minori, formando qualchevolta (*Scopelus Rafinesqui*, *metopoclampus*) una maschera sul muso, in altri (*Sc. Humboldti*, *Benoiti* ecc.) macchie dietro la pinna dorsale o anale. Queste due ultime categorie di organi offrono nella loro struttura, non ostante grandi differenze di forma, un carattere comune, che è di contenere una quantità più o meno rilevante di un tessuto, descritto dall' autore come una massa finamente granellosa e senza struttura cellulare. Il lavoro di Leydig è fatto con somma accuratezza; nondimeno esso non riesce a dare al lettore un concetto chiaro degli organi, specialmente della 2ª categoria, che sono precisamente quelli di cui devo qui occuparmi e di cui descriverò lo sviluppo. Dall' esame del libro, appare che l'illustre anatomico non ha avuto a sua disposizione preparati sodisfacenti, eseguiti con quei mezzi perfezionati che ci offre la tecnica moderna, sia per l'esecuzione di tagli sottili, sia per la colorazione degli elementi istologici.

In fatti, l'esecuzione di buoni preparati non va esente da gravi difficoltà, e specialmente la consistenza diversa delle parti che compongono gli organi splendenti, e la necessità di tagliare, con le parti molli, anche le squame dure e fragili sono ostacolo alla esecuzione di sezioni perfette. Io mi sono avvalso del solito metodo della inclusione in paraffina, tagliando a secco con un microtomo di Jung e attaccando le sezioni al porta-oggetto, per mezzo di una miscela di collodio e di essenza di garofani. Per la colorazione, ho adoperato a preferenza il carminio alluminoso di Grenacher, tingendo in massa prima di tagliare. Il materiale da studio era conservato in alcool, e mi venne fornito dalla Stazione Zoologica.

I. Struttura delle macchie splendenti nell' adulto.

Io non descriverò in tutti i suoi particolari la struttura delle macchie degli *Scopelus* adulti; mi limiterò a ciò che rilevasi dall' esame di sezioni, dirette per lo più trasversalmente alla lunghezza dell' animale; essendo mio scopo principale ricercare l'origine e lo sviluppo morfologico di questi organi, era necessario soltanto acquistare un concetto dell' architettura di essi, e della natura e disposizione delle loro parti costituenti, onde potere intendere meglio il significato dei fatti dell' on-

Digitized by Google

togenia. D'altronde, non mi parve che il materiale alcoolico non molto perfetto che stava a mio disposizione fosse adattato allo studio di parti tanto delicate. Ricerche più estese, in ispecie se dovessero rivolgersi alla minuta istologia di questi organi ed ai nervi che terminano in essi, dovrebbero essere fatte su materiali freschi o conservati a bella posta con metodi adattati. Ho esaminato due specie: lo *Sc. Benoiti* e un' altra che mi pare lo *Sc. elongatus*.

Descriverò anzitutto le macchie che si trovano sparse lungo i fianchi e sulla faccia ventrale del corpo. Variano in quanto a grandezza e in quanto allo sviluppo maggiore o minore delle loro parti costituenti. Il loro aspetto esterno è descritto assai bene dal LEYDIG: sono chiazze quasi rotonde, appena sporgenti, che però sembrano concave, perchè si vede, nel fondo di queste chiazze, sotto le parti trasparenti, una superficie metallica, incavata a forma di scodella. Dalla parte dorsale, una macchia pigmentata viene a sovrapporsi in parte al margine della scodella, formando ivi una specie d'insaccatura, nella quale la sostanza trasparente si prolunga.

Abbandonando ora l'esame del pesce illeso, se veniamo a guardare una sezione di una delle sue macchie splendenti ventrali (fig. 1), comprenderemo agevolmente il significato di queste apparenze. Cominciando dall' esterno, una squama (*s*), il cui centro è occupato dalla macchia, si estende al disopra di essa, e presenta un forte ispessimento lenticolare (*l*) sporgente all' interno: verso il limite dorsale dell' ispessimento, alla faccia profonda della squama, trovasi una macchia pigmentata, rivestita all' interno da uno strato di sostanza argentea. Al disotto della squama e del suo pigmento, evvi uno strato di connettivo mucoso, che rappresenta il tessuto sottocutaneo, ricco di vasi sanguigni: in mezzo a questo connettivo, trovasi un pezzo di tessuto di struttura speciale (*a*), di forma irregolare, che, nella sezione figurata, sembra diviso in due, perchè il taglio ha incontrato una profonda incisura del margine, riempita da connettivo e vasi. Sotto il connettivo, evvi un' altra squama (*sp*) molto sottile, cioè una parte di una squama esterna del pesce, la quale, con la sua base, s'insinua al disotto di quella che porta il rigonfiamento lenticolare. Questa porzione di squama è incavata a scodella ed è tappezzata alla sua faccia profonda da uno strato argenteo, dietro il quale trovasi ancora del pigmento: questa seconda squama rappresenta così in certo modo il cristallo di uno specchio concavo, di cui il tappeto argenteo sarebbe l'amalgama. — LEYDIG ha riconosciuto più o meno esattamente tutte queste parti, fuorchè la squama profonda, di cui non fa menzione. La figura e la descrizione ch' egli dà del

Digitized by Google

rigonfiamento lenticolare della squama esterna sono però poco chiare e non perfettamente esatte: ciò è probabilmente dovuto alla imperfezione dei preparati esaminati. La lente è molto fragile e si rompe o si sfrepola con la massima facilità nel tagliarla, cagionando la rovina delle parti vicine. Nei tagli ben riusciti, si vede che è fatta di strati paralleli, i quali divengono meno numerosi verso il margine, ed ivi si confondono con le lamelle del derma, aderenti alla squama.

Delle parti fin qui descritte, una sola può dirsi specifica ed è quella massa che trovasi compresa nello strato di connettivo mucoso, interposto alle due squame. Leydig ne ha riconosciuto pel primo l'esistenza e la descrive come una massa granulare. Adoperando reagenti coloranti, si vede che essa è composta da elementi cellulari appiattiti, sovrapposti gli uni agli altri, che, sulle sezioni verticali dell' organo, appariscono come tante lamelle aventi ciascuna il suo nucleo (fig. 2 *a*). Esse costituiscono a sè sole tutta la massa; intorno ad essa trovansi numerosi capillari sanguigni (*v*); questi però non penetrano nella massa, ma si addentrano soltanto nelle incisure del suo contorno, applicandosi strettamente alla sua superficie. La massa specifica non è visibile che in piccola parte dal di fuori ed è quasi tutta ricoperta dalla macchia di pigmento della squama esterna.

Non ho seguito sulle sezioni l'andamento dei nervi. In quanto agli spazî linfatici, che circondano l'organo secondo Leydig, io non ho potuto acquistare il convincimento che le fessure, le quali si osservano spesso sulle sezioni, non fossero il risultato del distacco artificiale dei diversi strati. Più costante delle altre è una fessura che si vede alla faccia esterna della squama profonda, cioè tra essa e il connettivo soprastante.

Le tre paja di macchie splendenti che si trovano lungo il ceratoioide, sebbene abbiano la medesima apparenza esterna di quelle del ventre del pesce, pure ne differiscono molto per struttura (fig. 3): nessuna squama prende parte alla loro formazione. Nello *Sc. Benoiti*, sono quasi prive di pigmento, e lo strato argenteo forma una superficie concava riflettente, che si ripiega al lato dorsale della massa specifica, per ricoprirla. La concavità dello strato argenteo è riempita da un tessuto gelatinoso denso, che è ricoperto poi dal lasso connettivo sottocutaneo e dalla cute. Benchè più semplici degli organi ventrali, questi sono organi molto ben differenziati e costanti nella loro forma, in tutti gli *Scopelus*.

Una forma molto più indifferente è quella dell' organo situato in avanti di ciascun occhio, quasi a contatto del bulbo oculare stesso.

Digitized by Google

Abbiamo qui (fig. 4), nello *Sc. Benoiti*, una massa quasi globosa o lenticolare di tessuto gelatinoso, ricoperta dalla cute; la faccia profonda di questa massa ha un rivestimento metallico, pigmentato di fuori, e nel centro di essa, trovasi un cumulo irregolare della sostanza specifica a cellule appiattite. — A mio avviso, questi organi dovrebbero essere riferiti alla 3ª categoria di LEYDIG anzicchè alla 2ª.

In quanto agli organi della 3ª categoria del LEYDIG, cioè alle macchie perlacee, ho esaminato la macchia codale, scoperta dal LEYDIG nello *Scopelus Benoiti*. L'esemplare studiato da me offriva questa macchia sul dorso, dietro la pinna adiposa; un altro aveva invece una macchia consimile dietro la pinna anale. La disposizione delle parti di questi organi corrisponde presso a poco alla descrizione di LEYDIG (fig. 5). Al disotto delle squame che coprono la superficie del derma, trovasi un sottile strato di connettivo trasparente, che ricopre una massa composta di cellule appiattite, simili a quelle descritte sopra, nelle macchie splendenti delle altre parti del corpo. A questo strato è sottoposto uno strato argenteo, misto a cellule pigmentate ramose; dallo strato argenteo, s'innalzano numerosi vasi capillari, che, accompagnati da scarso connettivo e talvolta da strisce di pigmento, penetrano nella massa di cellule appiattite, e vi formano una rete a maglie larghe e prevalentemente verticali, per cui, sulle sezioni, questa massa sembra divisa in lobi irregolari, diretti quasi perpendicolarmente alla superficie dell' organo.

Dall' esame di queste diverse forme di macchie splendenti, e dalla comparazione che possiamo istituire fra di essi, risulta che, comunque differiscano molto gli uni dagli altri, per figura e disposizione di parti, certe condizioni sono comuni a tutte. Le squame possono mancare, o pure estendersi senza modificazione al disopra degli organi, o pure entrare a farne parte integrante, costituendo una specie di lente cristallina e uno strato di sostegno alla sostanza metallica. Ciò che non manca mai è una quantità maggiore o minore di quel tessuto specifico, fatto di cellule appiattite, in cui già LEYDIG aveva riconosciuto un elemento specifico comune a tutti questi organi negli *Scopelus*; non manca mai neppure lo strato argenteo, esteso come specchio metallico al disotto della massa di cellule appiattite; non mancano numerosi vasi sanguigni, in intimo contatto con quella massa. — Vedremo più tardi quali criterî si possano trarre dalla struttura anatomica, riguardo alla funzione di questi organi misteriosi.

Digitized by Google

II. Sviluppo delle macchie splendenti.

Ho descritto in una recente memoria[1], alcune forme giovanili di *Scopelus*. Due degli esemplari da me esaminati e figurati a Tav. 27 fig. 7 e 8 (*Scopelus Rissoi*?) sono stati oggetto principale di queste ricerche sullo sviluppo delle macchie splendenti; ho pure esaminato un esemplare di altra forma affine, simile a quello figurato nella mia memoria a Tav. 27 fig. 9. Per maggiore brevità, designerò questi pesciolini coi numeri delle rispettive figure nella memoria citata. — Descriverò anzitutto lo sviluppo delle macchie laterali e ventrali.

Le forme più giovani di questi organi, quelle che possono riguardarsi come forme veramente iniziali dello sviluppo, le ho trovate nella regione codale del pesciolino no. 7 (fig. 6). Al disotto dell' epidermide (che non è disegnata nella figura), vedesi una sottile squama, che ricopre il connettivo del derma. In mezzo a questo tessuto, si nota un gruppo di cellule più grandi (*a*) che formano come un vortice; le cellule più esterne del gruppo non hanno caratteri precisi, che valgano a differenziarle dalle vicine cellule del derma. Quel gruppo speciale di cellule deve dunque avere origine per differenziamento di elementi mesodermici della cute: esso rappresenta l'accenno della massa di cellule appiattite dell' organo perfetto: queste acquisteranno poi successivamente, per ulteriore differenziamento, la forma e la disposizione definitive.

Uno stadio di poco più inoltrato è rappresentato dalla fig. 7, che si riferisce ad un organo situato presso la base delle ventrali dello stesso esemplare. Le cellule del cumulo centrale incominciano a farsi appiattite parallelamente alla superficie cutanea. Al disotto dell' accenno dell' organo, si nota già l'accenno della squama profonda, ancora priva di pigmento e di strato argenteo; al disotto di esso, sono alcune grandi cellule con grande nucleo pallido (*a*).

Per riconoscere il modo di formazione delle altre parti dell' organo, conviene ricorrere a preparati della regione codale dell' esemplare no. 8 (fig. 8). Gli elementi anatomici di questo pesce sono molto più grandi che nella larva più giovane. La massa di tessuto specifico è più considerevole, e le sue cellule sono ancora più appiattite e parallele e sono nettamente differenziate delle cellule vicine; però all' estremità profonda della massa, le cellule che la compongono sono più indifferenti e vi ha luogo di supporre che nuove cellule continuino a differenziarsi del connettivo circostante; i miei preparati non mi permettono di pronunziarmi su questo punto. In vicinanza della massa specifica, si

[1] Contribuzioni all' ittiologia, 3ª memoria. Atti della R. Accad. dei Lincei. 1884. — Mittheilungen aus der Zoolog. Station. IV. p. 409. t. 28.

Digitized by Google

vedono gruppi di elementi, con nuclei rotondi che credo accenni di vasi sanguigni.

In questa stessa larva, è molto interessante seguire la formazione delle parti accessorie dell' organo, che derivano dalle squame. Nel preparato stesso ora descritto (fig. 8) la squama superficiale si mostra alquanto ispessita, specialmente nel suo mezzo; al disotto di essa, si estende uno strato di cellule (*n*) che assumono l'aspetto di un rivestimento epitelioide; ma, nella porzione della squama che si avanza verso il ventre dell' animale, a partire dalla massa specifica, quello strato di cellule non rimane semplice, ma si continua con un ammasso di cellule connettivali (*o*), che si colorano più fortemente col carminio e che sembrano impigliate in una sostanza fondamentale scarsa, e anch' essa fortemente tinta dal reagente colorante. Questo ammasso di connettivo è l'accenno del rigonfiamento lenticolare della squama. Un punto pigmentato osservasi fra la squama e la massa specifica. Al disotto della massa specifica, vedesi ben distinta la squama profonda (che è, come nell' adulto, continuazione di una squama superficiale vicina). La faccia profonda di questa squama è rivestita di cellule congiuntivali appiattite, al disotto delle quali trovasi quello strato di grosse cellule pavimentose (*u*), che vedemmo già accennato nello stadio precedente, fornite di grossi nuclei rotondi e pallidi; dietro queste cellule, vi sono elementi pigmentati bruni. Le cellule pavimentose qui descritte non si trovano nell' adulto; in vece loro si hanno elementi iridescenti poligonali, nei quali, forse a cagione della loro opacità, non si ravvisa traccia di nucleo, ma che, senza dubbio, sono derivati dalle cellule pavimentose della larva.

Nella regione del tronco dello stesso pesce, troviamo, accanto ad organi simili a quello descritto, altri più voluminosi e più inoltrati nel loro sviluppo (fig. 9). Vi si riconoscono precisamente le stesse parti come nella figura precedente. Però la squama esterna ha sofferto alcuni mutamenti nella sua forma; essa presenta un notevole ispessimento lenticolare che si mostra costituito da molti strati. In qualche punto, vedonsi fra questi strati piccole masse colorate, come avanzi di cellule; consumatesi forse nella formazione della lente. Gli strati profondi della lente si colorano intensamente col carminio, e al disotto di essi, si trova ancora, come nella fig. 8, un ammasso compatto di cellule mesodermiche, in continuità col rivestimento cellulare epitelioide della faccia profonda della squama. Mi sembra verosimile che questa massa di cellule sia la matrice della lente, e che si consumi superficialmente nella formazione della lente stessa, rinnovandosi contemporaneamente dalla sua faccia profonda. — In questo stadio, la massa specifica e il pig-

Digitized by Google

mento sovrapposto ad essa sono più sviluppati; la squama profonda non offre differenze di molto rilievo.

Il pesciolino che designo col no. 9 appartiene ad una specie diversa da quella cui spettano i no. 7 e 8; in generale, il suo sviluppo è poco più inoltrato di quello del no: 7; i suoi elementi cellulari sono un po' più grossi. Non ho notato in esso nessun fatto che non avessi osservato nell' altra specie: la fig. 10 rappresenta una sezione di un organo splendente di questo pesce, in uno stadio poco più giovane di quello a fig. 8; però il pigmento sovrapposto alla massa specifica è poco più abbondante.

Nelle tre larve studiate, gli organi più giovani sono affatto invisibili ad occhio nudo, mentre gli altri appariscono come punti neri più o meno grandi.

Ho studiato nel no. 7 gli organi addossati alla faccia esterna dello ioide (fig. 11); delle tre paja di macchie dell' adulto, una sola è sviluppata; delle altre, non ho trovato nessun vestigio. L'organo è compreso fra la cartilagine del ceratoioide dall' una parte e la cute dall' altra: in questa regione, il derma è costituito ancora da una massa omogenea o meglio finamente granulosa (tessuto di secrezione), contenente poche cellule fusate. Al disotto di questo tessuto, una massa di connettivo ricco di cellule comprende alla sua estremità dorsale la massa specifica dell' organo, che è molto avanzata nel suo differenziamento, ed è più voluminosa che nelle macchie laterali. La massa specifica è circondata da tutti i lati, fuorchè dal lato ventrale, da uno strato denso di pigmento, all' interno del quale evvi pure uno strato di quelle grosse cellule pavimentose che ho descritte nelle macchie laterali di queste larve, e che considero come la matrice del tappeto argenteo dell' adulto. Lo strato di pigmento si prolunga di molto al lato mediale dell' organo, cioè sulla faccia esterna dell' ioide. A differenza delle macchie laterali, nessuna squama prende parte alla costituzione di quest' organo. — In alcune sezioni, mi sembra che si possa riconoscere l'accrescimento della massa specifica, che acquista nuovi lobi per differenziamento di elementi del mesoderma. Almeno credo dovere interpretare così le immagini simili a quella rappresentata a fig. 12.

Riepilogando quanto ho detto in questo capitolo, intorno allo sviluppo delle macchie splendenti degli *Scopelus*, ne risulta:

1°. che sono organi derivati esclusivamente dal mesoderma e che l'ectoderma non ha nessuna parte nella loro formazione[1].

[1] Leydig (Über die Nebenaugen des *Chauliodus Sloani*. p. 375) ha formolato la ipotesi che la massa cellulare centrale degli organi splendenti dei *Chauliodus* potesse avere origine dall' ectoderma.

Digitized by Google

2°. che la prima parte ad accennarsi e ad acquistare la sua forma definitiva è la massa specifica di cellule appiattite.

3°. che le parti accessorie, derivate dalle squame e dagli elementi pigmentati del derma, si differenziano solo più tardi.

III. Funzione delle macchie splendenti.

Non posso chiudere questo studio senza fare alcune considerazioni sulla funzione delle macchie splendenti. Parmi inutile diffondermi sulle varie ipotesi che furono emesse in proposito: altri le considerò come occhi accessori, altri come glandole o ancora come organi elettrici. Una altra opinione, di cui non ho ricercato la prima origine, è quella che oggi possiamo riguardare come la sola vera, ed è che le macchie splendenti sono organi fosforescenti o luminosi.

Già nel viaggio del Challenger, Willemoes Suhm aveva osservato la luce vivissima che emanava dal corpo di uno *Scopelus*, splendente come stella nelle maglie della rete. Mi è stato pure riferito che un pescatore, il quale fornisce spesso degli Scopeli alla Stazione Zoologica, dice di riconoscerli di notte fra tutti i pesci per la luce che emettono. Pertanto queste osservazioni sono troppo indeterminate per illuminarci intorno alla funzione delle macchie splendenti.

È merito del Günther di avere pel primo constatato che la luce degli *Scopelus* proviene dai loro organi speciali. Egli afferma il fatto nel suo recente e già classico trattato[1]; ma l'osservazione stessa è, per quanto io sappia, inedita; la riferisco traendola da una lettera dell' illustre ittiologo:

»During a gale in the Channel Islands, a *Scopelus* was cast ashore, to which my attention was attracted by the luminosity of its body. It was dying and died before I reached home. The luminosity clearly issued from the organs, it was irregularly intermittent, sometimes well defined like a round spark, sometimes diffuse. It did not extend to the tail (which probably was already paralysed). The luminosity ceased with the life of the fish.«

Un altra osservazione, meno completa, ma del pari positiva e precisa, è stata pubblicata intorno ad uno *Scopelus* dell' Atlantico australe[2]. Da questa osservazione, come da quella del Günther risulta che la luce cessa appena il pesce è morto. Gli stimoli non giovarono a modificare il fenomeno o a ridestarlo dopo che fu spento.

---

[1] Introduction to the study of fishes. London 1880. p. 584.

[2] H. B. Guppy, Annals and Mag. of Natural History. 1882. IV. p. 203.

Digitized by Google

Aggiungerò che, secondo una lettera del Dr. P. Fischer, nella spedizione del »Talisman« il Prof. Vaillant osservò una specie di fosforescenza in uno *Stomias* collocato al bujo e che le macchie colorate del *Malacosteus niger* erano »tellement brillantes« che furono notate da tutti i naturalisti i quali si trovavano a bordo.

Pertanto tutti, pescatori e naturalisti, dichiarano di comune accordo che gli Scopelidi e altri pesci di alti fondi sono molto delicati e si ottengono sempre morti o morenti. Ben si comprende dopo ciò quanto sia difficile fare osservazioni sopra animali cosiffatti.

Ora ci si affaccia per questi pesci, come per altri animali luminosi, il problema solito: a che cosa serve questa funzione? quale è l'utilità degli organi fosforescenti per i pesci che ne sono provvisti? La difficoltà è tanto maggiore chè non sappiamo nulla dei costumi degli *Scopelus*, *Stomias* e altri pesci fosforescenti. Io non pretendo risolvere la questione; mi limiterò a qualche ipotesi.

Si può supporre che gli organi luminosi servano a rischiarare la via di chi li porta in mezzo alle tenebre degli abissi del mare. L'organo preoculare, l'uno dei più costanti può essere paragonato ad una lanterna che dirige la sua luce in avanti, mentre il suo fondo argenteo foderato di pigmento agisce ad un tempo come uno specchio e come uno schermo che ripari l'occhio dai raggi luminosi; lo stesso si direbbe della maschera lucente che riveste gran parte della faccia degli *Scopelus Rafinesqui* e *metopoclampus*. In quanto alle macchie dell' ioide e del tronco, sono disposte in modo che la loro luce si projetta in basso e rischiara gli oggetti situati al disotto del corpo del pesce; questi ultimi organi sono provveduti a tale scopo di complicato apparecchio catadiottrico.

Si può ammettere ancora che la luce serva a richiamare piccoli animali di cui i pesci fosforescenti si cibano; essi farebbero così la pesca con le fiaccole. Questa ipotesi sarebbe avvalorata del fatto che in alcuni Scopelidi degli alti fondi, gli occhi sono rudimentali, mentre il loro capo è coperto di larghe chiazze perlacee, probabilmento fosforescenti: è noto inoltre che alcuni pesci muniti di organi fosforescenti appartengono alla fauna pelagica notturna ed in tale condizione di vita, godendo della luce naturale che basta agli altri animali notturni, non hanno bisogno di illuminare il loro cammino; anche alcuni *Scopelus* si pescano spesso di notte a debole profondità.

Sarebbe pure ammissibile che l'una e l'altra ipotesi fossero vere, come mi sembrano entrambe appoggiate da non troppo cattivi argomenti.

Digitized by Google

Se la questione fisiologica rimane oscura, lo è molto di più la questione morfologica. Egli è oggigiorno impossibile trovare un rapporto qualsiasi fra gli organi fosforescenti degli *Scopelus* e altri organi cutanei dei pesci ossei ordinarî: l'ontogenia stessa non ci fornisce nessuna luce nuova. Soltanto lo sviluppo esclusivamente mesodermico di questi organi dimostra che non possono essere organi di senso modificati del sistema delle linea laterale; ma, dopo questa negazione, non abbiamo fatto neppure un passo verso la conoscenza della loro prima origine.

Spiegazione della tavola 27.

Segni comuni a tutte le figure:

c cute.
s squama superficiale.
l rigonfiamento lenticolare della medesima.
sp squama profonda.
m tessuto connettivo mucoso.
n strato di aspetto epitelioide, sottoposto alla squama superficiale nelle larve.
o ispessimento del medesimo, matrice del rigonfiamento lenticolare.
t tappeto argenteo.
u cellule pavimentose della larva, matrice del tappeto.
a massa specifica di cellule appiattite o suo accenno embrionale.
v vasi sanguigni.
ne nervo.
ch cartilagine del ceratoioide.
sc sclerotica cartilaginea dell' occhio.
co cornea.

Ad eccezione delle fig. 4 e 5, tutte le altre sono collocate in modo che la parte più vicina alla linea mediana ventrale sia in basso, la parte più vicina al dorso in alto. — In tutte le figure, si è trascurato di disegnare l'epidermide. — La tinta bruna rappresenta il pigmento.

Fig. 1. Sezione verticale di una macchia lucente della faccia ventrale dello *Scopelus elongatus*; ingrand. 60 : 1.

Fig. 2. Porzione della massa specifica del medesimo preparato, più fortemente ingrandita: 250 : 1.

Fig. 3. Sezione verticale di una delle tre macchie splendenti ioidee dello *Sc. Benoiti*: 60 : 1.

Fig. 4. Sezione orizzontale dell' organo situato innanzi all' occhio dello *Sc. Benoiti*: 60 : 1.

Fig. 5. Porzione di una sezione verticale trasversa della macchia dorsale, situata dietro la pinna adiposa dello *Sc. Benoiti*: 250 : 1.

Digitized by Google

Fig. 6. Da una sezione trasversa della coda della larva No. 7; si vede, nel connettivo della cute, il primo accenno della massa specifica di una macchia splendente: 380 : 1.

Fig. 7. Da una sezione trasversa del medesimo pesce, dietro le pinne ventrali; l'accenno è maggiormente differenziato, e al disotto di esso, si trova l'accenno della squama profonda e delle cellule matrici del tappeto: 380 : 1.

Fig. 8. Sezione della regione codale della larva No. 8; la squama profonda è già ben differenziata, e il pigmento dell' organo è in formazione: 380 : 1.

Fig. 9. Sezione di una macchia molto sviluppata del tronco della medesima larva; vi si riconoscono tutte le parti dell' organo adulto, fuorchè il tappeto argenteo rappresentato dalla sua matrice: 380 : 1.

Fig. 10. Sezione di una macchia poco sviluppata della coda della larva No. 9: 380 : 1.

Fig. 11. Sezione verticale della macchia ioidea della larva No. 7: 380 : 1.

Fig. 12. La massa specifica di questo stesso organo in un' altra sezione; più forte ingrandimento (600 : 1 — Imm. J di Zeiss): in x, si vede che le cellule della massa si confondono con quelle del vicino connettivo, come se continuassero a differenziarsi da esso.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Studies on Sponges.

By

Dr. G. C. J. Vosmaer,

Assistant at the Zoological Station. Naples.

II. On the supposed difference between Leucandra crambessa H. and aspera (O. S.) H., with an attempt to explain it.

With Plates 28 and 29.

HAECKEL described in his well-known Monograph[1] two species of his genus *Leucandra*, which show however, as I hope to prove, so many transitions that there can be little doubt that both are but varieties. A glance on HAECKEL's figures of *L. aspera* (O. S.) H. and *L. crambessa* H. compared with his descriptions makes one think that both species are easily to be distinguished one from another. But if one sees a great quantity of specimens, it becomes clear that it is often not so easy to determine them. HAECKEL has known this too, as he (l. c. II. p. 182) remarks that there are what he calls »transitorische Varietäten« from *L. crambessa* H. to *L. aspera* (O. S.) H. I never understood these transitory varieties. If two species vary so strongly as to show forms which are between the two, this fact proves that they are what we call varieties of one species: and we do not want the new idea of transitory varieties. Every body now is convinced that species are not constant, and that it is difficult in many cases at least to circumscribe them. In fact we only give specific names for our own practical use, because Nature never makes such sharp distinctions. But if this is so we must try to make our system in such a way as to give us a clear idea of the genealogical relations and thus try to find a practical way.

Sponges vary perhaps more than any other group of animals, and thus we are obliged to be content in using the idea »species« in a very

[1] E. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Bd. I—III. Berlin 1872.

Digitized by Google

wide sense, otherwise, as has been said so often, we should want names for nearly every individual. HAECKEL himself was conscious of this, but he took a way that had too many side-paths.

In order to give a clear view of the principal differences HAECKEL gives of the two species he mentions, I will put his diagnoses one next to the other.

Leucandra crambessa H.

»Dermalfläche fast glatt oder anliegend behaart.

Gastralfläche kurz-stachelig.

Hauptmasse des Skeletts aus regulären und subregulären Dreistrahlern (IV. und V. Gr.) gebildet.

An der Gastralfläche sagittale Vierstrahler mit kurzem Apical-Strahl.

In der äußeren Hautfläche (nicht über diese vorragend) liegen ohne Ordnung zerstreut spindelförmige Stabnadeln (I. Gr.).

Diese colossalen Stabnadeln sind 6—10mal so dick, als die kleinen Dreistrahler und Vierstrahler.«

Leucandra aspera (O. S.) H.

»Dermalfläche borstig-stachelig.

Gastralfläche stark dornig.

Hauptmasse des Skeletts aus subregulären und irregulären Dreistrahlern (IV. Gr.) gebildet.

An der Gastralfläche sagittale Vierstrahler mit starkem Apical-Strahl.

Colossale spindelförmige Stabnadeln (I. Gr.) ragen weit über die Dermalfläche vor; andere sind oft auch im inneren Parenchym zerstreut.

Dieselben sind 4—6mal so dick, als die Dreistrahler, und stehen bald dünner, bald dichter, oft in Bündel vereinigt, von der Dermalfläche schief ab.«

The roughness of the outside, owing to the gigantic rods (»colossale Stabnadeln«) apparently is considered by HAECKEL as the principal thing. In order to make the difference greater he says in his diagnosis of *L. crambessa* that the rods do not project the surface, but in his description we find the following remarkable contradiction: »Eigentlich liegen sie« (the rods) »nicht völlig in der Hautfläche, sondern gegen die Längsachse der Person mit der inneren aboralen Spitze etwas geneigt, so dass die äußere orale Spitze etwas vorsteht« (l. c. II. p. 184). So the difference between the two so-called species is a quantitive one. The same is true with regard to the length of the »Apical-Strahl« of the tetrasceles, as well as the diameter of the gigantic rods.

In the Naples Zoological Station I studied a rather large number of specimens of both sponges. Very big specimens from the »Porto mercantile«, were often brought to me and the well-known conservator SALVATORE LOBIANCO told me that those Sponges were sent to different Museums as *L. aspera* (O. S.) H. I do not know who introduced this name for them but a few sections taught me that it was not *L. aspera* in the sense HAECKEL takes it[1]. One may call those specimens *L. cram-*

[1] I feel obliged to say that I am by no means responsible for the determination of Sponges, sent from the Station to different Museums etc.

Digitized by Google

bessa H. or give it a new name but it is not the old *L. aspera*. I however consider all these together as varieties of one species, for which then the name *aspera* should have priority. According to POLÉJAEFF's new system in which however the old generic names are kept as far as possible, the Sponges under description belong to *Leuconia*.

How much the Sponge which HAECKEL called *L. aspera* varies in external appearance one may see on his plate (l. c. III. taf. 35). On Plate 28 I have illustrated several other varieties. Partly one would call them *L. aspera*, partly *crambessa*, partly perhaps give them new names. Of all these as well as of typical specimens of *aspera* and *crambessa* the anatomy does not show constant differences valuable enough to account for species.

As for the external appearance I have observed that there are all desirable transitions between the rather compressed thin walled var. *crambessa* and the more or less round var. *typica*. The diagrams of macroscopical sections on Plate 28 may clear this up. It is evident that the flattness of the former is not constant as HAECKEL says (l. c. II. p. 183)[1]. The gigantic rods are not always so frequent as is figured on HAECKEL's Plates. As a rule we find them stronger, more frequent and farther protruding in the var. *typica*, a little thinner, rarer and less protruding in the var. *crambessa*. As a rule the walls of the former are also thicker but the correlation is not always so strongly marked out. Fig. 3 on Plate 29 is taken from a section of a colony showing partly very flat and rather smooth individuals, which show very plainly the shape of a cocks-comb given by HAECKEL as characteristic for *L. crambessa*, partly however also conical individuals with circular section and projecting spicules. Sometimes the surface is quite smooth and then you may see here and there big spicules glistening in the light but lying parallel to the surface, sometimes the surface seems to be smooth if you touch it moving the finger in an »oral« direction, however it appears to be rough if moving in the opposite way. But there are also specimens to be found in which many rods protrude as far as in the typical *L. aspera*. HAECKEL says that in the latter the angle between the rods and the axis of the Sponge is 45°. As shown in fig. 3 (Plate 29) there the angle is about 45° also. In the variety *typica* however this angle may become greater the size varying also immensely. According to HAECKEL *L. aspera* varies between 10 and 40 mm (»solitäre Form«)

[1] »Der Körper der Personen ist nämlich ganz constant blattförmig zusammengedrückt« ....

Digitized by Google

and *L. crambessa* between 50 and 70 mm. Fig. 1 on Plate 28 is an »individual« of a colony measuring 210 mm. The specimen in fig. 2 was still somewhat longer.

The second point in HAECKEL's diagnosis regards the apical ray of the tetrasceles. Also this factor is by no means constant as I often saw long rays in flat specimens (Pl. 29 fig. 3). Finally there is supposed to be a difference in the shape of the tri- and quadriradiates, being in *crambessa* more regular than in *aspera*. Nobody of course would consider this alone of specific value and thus we may declare them all for varieties of one species. It is too well known that an accurate anatomical account, as we want it now, is not to be found in the »Monograph«. I gave something of it in a previous paper on *L. aspera*[1], and now only have to add that the canal-system of all the varieties is identical in main points. I will speak hereafter about some modifications.

Having stated now that *Leuconia aspera* (O. S.) Vosm. shows a polymorphosis as is hardly known in any other Calcareous Sponge[2] it will be of some interest to look out for its reason. The variety *typica* is as a rule small, thick-walled and rough; the variety *gigantea* is large, rather thin-walled and smooth. Between these extremities there is a variety *crambessa* which is characteristic by its flatness and its shape, being ramified or lobed, often resembling very much a cocks-comb. But there are very many transitions. Fig. 4 on Plate 28 shows a very flat specimen which may be called *gigantea*, although the typical variety of that name (fig. 1 and 2) is not at all so flat and about three times as big. In fig. 1 the specimen has a rather even surface, in fig. 2 it is overloaded with cylindrical or conical protuberances. In fig. 5 these are flat, and the Sponge-body itself is more or less elliptical (on sections). In fig. 2 both are elliptical or circular. In how far the wideness of the individuals of one colony vary may be seen in fig. 6. The varieties *typica* and *crambessa* live under circumstances that seem to be the same. Both are fixed on stones; both live in a depth of about 1 meter. Why, we ask of course, is one variety flat and rather smooth, the other thick and rough? The big variety *gigantea* however is always found attached to the keel of vessels. I consider this fact to be of great importance for the solution of our question. Sponges are all fixed animals. The only way for them of providing themselves with the wanted nourishment is

[1] VOSMAER, Über *Leucandra aspera* H. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Bd. V. p. 144—166.

[2] POLÉJAEFF (Voyage of the Challenger. Vol. VIII. Part XXIV. *Calcarea*. p. 54) described something of this sort in his *Leuconia multiformis*.

Digitized by Google

to keep up the current of water and with it the food, as they do by means of the flagellated collar-cells. The more new water comes in contact with those cells which take in the food-particles the more fully the Sponge may develop itself. Now it is evident that those specimens which hang on the keel of vessels and are thus dragged through the water as the vessel moves must, at least may be in a favourable condition for their development. I have therefore no doubt that the (passive) movement through the water is the origin of its gigantic size. As I was occupied, some years ago, in studying the oyster-culture in Holland at Bergen-op-Zoom and Yerseke I found Calcareous Sponges (for the first time on our coasts) in the tanks where the young oysters are kept. These animals are carefully spread on a kind of framework, which is left swimming in the water. On the same framework and on the little oysters, hanging downwards as they grow through the meshes a great quantity of Sycons were to be found. These Sycons belong to HAECKEL's *Sycandra ciliata* and *coronata*[1] and reach an enormous size. As the water in the big tanks is changed, I believe twice a day, so also this circumstance may be a favourable factor for the size of the Sponges. Not only do they develop rather well in the tanks as regards the size, but they seem also to grow very quickly. As people believe that these Sponges are dangerous for the oysters so every week or every fortnight the frames are lifted and those Sycons are taken away which by their size attract notice. I saw often specimens of about 65 mm. Supposing that these people only take away specimens of more than 30 mm, then even we may say that the Sycons grow from 30 to 65 mm (in length) in half a month.

Returning to our *Leuconia aspera* we have more questions to solve. Why is the roughness in the typical *L. aspera* gone? There may be two reasons for this. In the first place it is possible that the augmented pression and friction of the water diminuished the angle which the rods make with the axis of the Sponge. But another explanation may be given still. According to the most recent investigations it is highly probable that in Sponges the cells of the surface as well as those ectodermic cells which line the subdermal cavities, if present, and the inhalant canals take in food-particles. If this is true it is of great importance for fixed animals to keep hold of the food that comes in their neigborhood, and thus the protruding spicules may have the function, at least partly,

[1] I believe that both are identical and shall call them *Sycon ciliatum* (Fabr.) Lbkn.

Digitized by Google

to do this. Sponges with many protruding spicules are nearly always covered with sand-particles and all kinds of detritus, which probably serves as food. But this arrangement is of course not so important if the animals every moment come into new water, and thus have much chance of finding sufficient food. A remarkable fact is that in those specimens where the gigantic rods do not protrude much, very thin, short rods do so. These are so thin that they are more or less flexible; besides they are short and thus the pression and friction of the water has less influence. In what measure these minute rods may be more favourable for the keeping of food in the modified condition of the Sponge, I for the moment cannot decide.

To solve these questions time and experiments are wanted. One of the great advantages of Zoological Stations is that just here and only here such biological problems can be worked out. In many groups of animals we may begin to do so; with regard to Sponges however we must proceed with great care. There is still too much systematic confusion, owing to the fact that even the simplest anatomical details are unknown. First of all a natural system, based on anatomy and not on the occurrence of certain spicules alone, is to be made. We first must learn a little in what measure the principal anatomical details are similar enough to enable us to bring certain Sponges into one species. Then we ought to make experiments with it and see under which circumstances they vary and then perhaps we may give some explanation. Without careful examination of different specimens of the *Leuconia* above mentioned, I never would have taken them as belonging to the same species. Once having seen this, one inquires what has produced the changes and may perhaps find a reason; as I have just been doing.

Now we can return to our first question, about the difference between the varieties *crambessa* and *typica*. *Leuconia aspera* var. *crambessa* probably is an offspring of the var. *gigantea* but fixed again on not moveable objects. They have still more or less the shape of *gigantea* and though as a rule rather smooth, they are never so much so as the big ones. But their size is considerably reduced, because they are no more in the favourable condition of being moved. This is of course a hypothesis, but a hypothesis which explains something and may be proved or rejected by experiments.

Thus the diagnosis of *Leuconia aspera* must be as follows.

Leuconia with three kinds of spicules: rods, triradiates and quadriradiates. Ordinary rods much thicker and longer than the rays of the tri- and quadriradiates. The latter form a more or less distinct gastric

Digitized by Google

layer. The peripheral skeleton consists of triradiates (occasionally also a few quadriradiates) and gigantic rods, sometimes with thin acerates.

Leuconia aspera var. *typica* is characterised by its extremely rough surface and thick walls. Cloacal-cavity as a rule circular in section.

Leuconia aspera var. *gigantea* is characterised by its gigantic size, its smooth surface and rather thin walls. Cloacal-cavity sometimes circular, very often however elongated elliptical in section. Thin slender acerates often present.

Leuconia aspera var. *crambessa* is characterised by its flatness and its shape, resembling a cocks-comb (or a cabbage, HAECKEL). Surface smooth, here and there a little rough; walls thin. Slender acerates often present.

Of course more varieties will be found. For the moment I do not think it wise to make more than the three mentioned. As I often said, in cases where specimens do not show distinctly the characters of the varieties, it is better to call them simply *Leuconia aspera* (O. S.) Vosm.

III. On Haeckel's entogastric septa.

HAECKEL has found that in some Calcareous Sponges the cloacal-cavity (»Magenhöhle« H.) instead of being a more or less equal tube, shows irregular membranes which divide the tube into entogastric septa as he calls them. He found them in Ascons, Sycons and Leucons, and first (Prodromus) considered them of great systematic value, erecting several genera for those Sponges which possessed them. In his Monograph however he had given it up and considered the absence or presence of the entogastric septa of little systematic value, as he made only varieties on it.

In *Leuconia aspera* var. *gigantea* I found those septa often, but by no means always very strongly developed. In normal specimens the wall of the Sponge is more or less equal in thickness as sections show easily. In some specimens however we see that here and there the inner (cloacal) side is thicker than in other places forming finally a kind of septum at about right angles to the wall. Now these septa often fuse together till they finally give to the Sponge-wall the appearance of the intestines of so many animals (figs. 6, 7 Pl. 28). In the figs. 1 a, 2 a, 4 a, and 8 I have given illustrations of the greater or smaller development of these irregularities, seen on transverse sections. Fig. 8 is a

Digitized by Google

section through a whole colony and may show how far the septa vary in one animal. The canals and lacunae formed by the anastomosis of the septa thus are morphologically quite another thing than those large excurrent ones. The latter develop as ramifications, »Ausstülpungen« of the main excurrent one growing into the Sponge-mass, the former on the contrary are remains of the original wide cloacal-cavity. In flat specimens I now and then saw membranes crossing the cloaca and thus uniting both sides of it (fig. 8 Pl. 28), but I never saw this happen in a way as HAECKEL illustrates of his *Leucetta pandora* (l. c. III. fig. 3 *b*, *c* T. 22).

HAECKEL considers the entogastric septa as »Brutkapseln« or »Fruchtbehälter«. I can hardly believe they have this function. Which advantage the Sponge may have of it I do not know. If we may hold on POLÉJAEFF's opinion that also the entodermic epithelium cells take in food, the advantage would be that the surface which is able to do so, is enlarged in proportion to the mesoderm. That an overdevelopment of the septa may lead to lipogastria seems to be clear.

Histologically the septa possess the same elements as the inner parts of the Sponge-body. They consist of connective tissue lined with flat epithelium. Canals and ciliated chambers are frequent in them, as well as tri- and quadriradiates, the latter lining the cavities in the same way as they, in normal cases do the cloacal tube (fig. 2 Pl. 29). According to their morphological value we never see the flagellated chambers opening directly into them, but by means of the ordinary wide canals, described by me some years ago.

IV. On the relation between certain Monactinellidae and Ceraospongiae.

In his paper on the Monactinellids[1] VON LENDENFELD states that there is a very close relation between the »echten hornlosen Renieriden« and the so-called Ceraosponges. There cannot be any reasonable doubt that it is true that there are innumerous transitions between both groups. In this point we agree perfectly. But then VON LENDENFELD says[2]:

[1] Zool. Anzeiger. 1884. No. 164.
[2] l. c. p. 203.

Digitized by Google

»Unsere Schwämme weisen darauf hin, dass die hornfreien Monactinelliden die Endglieder einer Reihe darstellen, die von den Hornschwämmen ausgeht.« Unfortunately this author does not give any proof for this hypothesis and therefore it may be asked why? Why do not on the contrary the Hornsponges descend from those Monactinellids? Although it is not yet proved that all the siliceous spicules in Sponges take their origin in cells, as far as we know now, this is highly probable, and what is stated for the spicules in certain groups of Siliceous Sponges may be safely generalised over the other groups. Accepting that the spicules always develop in cells, we may say that those cells represent an older modification of ordinary connective-tissue-cells than those which produce the spongin-fibres. In the oldest Sponges, the Hexactinellids, we find no trace of spongin neither in recent not in fossil specimens. It is not made out whether Ceraesponges exist in fossil state, but at any rate they are younger than Hexactinellids and do not appear before Monactinellids. This is one of the reasons why it seems to me more probable that the reverse from what VON LENDENFELD says, is true. Another argument lies in the canalsystem. All those Monactinellid Sponges which are closely allied with the Ceraosponges possess a canalsystem that is less developed than that of numerous Hornsponges. I never found a system of canals and canaliculi as complicated as it is in some Aplysinids; it belongs always to my third type. And even if one shall find once a canalsystem of the fourth type or any other complication in subdermal cavities or oscules or whatever, the great majority is very simply organised.

VON LENDENFELD gives new arguments in favour of the Ceraosponges being closely related with Monactinellids. Till now however it is not made out that the substance which sticks together the spicules of many *Chalineae*, *Renieridae* etc. is really to be compared with the substance of the hornfibres. I think SOLLAS and RIDLEY were the first who tried to investigate this point [1]. RIDLEY observed the substance in question in polarizing light »in order to discover, if possible, some real difference in optical properties between ordinary sarcode and keratose«. He found that »the horny matter, mounted in balsam, of *Tuba*, *Rhizochalina oleracea*, *Hircinia lingua* and *Euspongia virgultosa* polarizes light, while that of *Chalina finitima* does not«. The substance of the latter he called »pseudo-keratose«. This proves 1° that the horny matter

[1] SOLLAS in Ann. and Mag. (5.) Vol. IV. p. 48. — RIDLEY in Journ. Linnean Soc. Vol. XV. (1881) p. 481.

Digitized by Google

not always polarizes light and 2° that true keratose or spongin seems to occur as well in *Ceraospongiae* as in *Chalineae* etc. I have studied many Sponges in polarizing light and have had the same result. I found that light was polarized by the spongin of the following Sponges: *Euspongia officinalis* (strongly), *Cacospongia cavernosa* O. S., *Aplysina aërophoba* Ndo., *Velinea gracilis* Vosm., *Ectyon* (strongly), *Reniera cratera* O. S. (feebly), *Reniera filigrana* O. S. (feebly), *Clathria coralloides* O. S., *Cl. ulmus* Vosm., *Cl. elegans* Vosm. (all strongly), *Axinella polypoides* (feebly), *Pachychalina*, *Cribrochalina variabilis* Vosm. On the other hand I could not see any trace of it in *Aplysilla sulfurea* F. E. S. and *Siphonochalina coriacea* O. S. The fact that I found the horny substance in a typical Renierid (*R. cratera* O. S.) polarizing light struck me rather. I therefore renewed my investigations on this Sponge, and I found that the »Kitt-Substanz« not only in the point just mentioned agreed with true spongin, but that also the same granulous matter occured, lying in »Kuppen« (SCHULZE) one above the other, just as SCHULZE and VON LENDENFELD described it in some Hornsponges (Pl. 29 fig. 4). In preparations macerated by means of boiling corrosive sublimat, a method that I can strongly recommend for isolating Spongecells, this is to be seen very distinctly. In the same preparation I saw cells which resembled so much the Spongoblasts of *Euspongia*, that I am very much inclined to believe that also in *Reniera* the spongin is formed in the same way as in *Euspongia*. Unfortunately I till now, have not been able to make really good sections of *R. cratera* O. S. and I have not found those cells in situ as SCHULZE illustrates of *Euspongia*. But I think there can be but little doubt that they occur.

According to what I said above we may suppose that some mesoderm-cells of siliceous Sponges gradually changed into real spongoblasts.

Probably certain qualities of the seawater or in general the locality where the Sponge grows is favourable to a strong development of spongin-fibre, and so more and more the latter may prevail and the spicules remain in the background, till finally under circumstances very favourable for one, very unfavourable for the other, true Hornsponges have been formed.

It is true that my suggestion is a hypothesis also, but I have given some arguments in favour of it, a fact which cannot be stated of VON LENDENFELD'S.

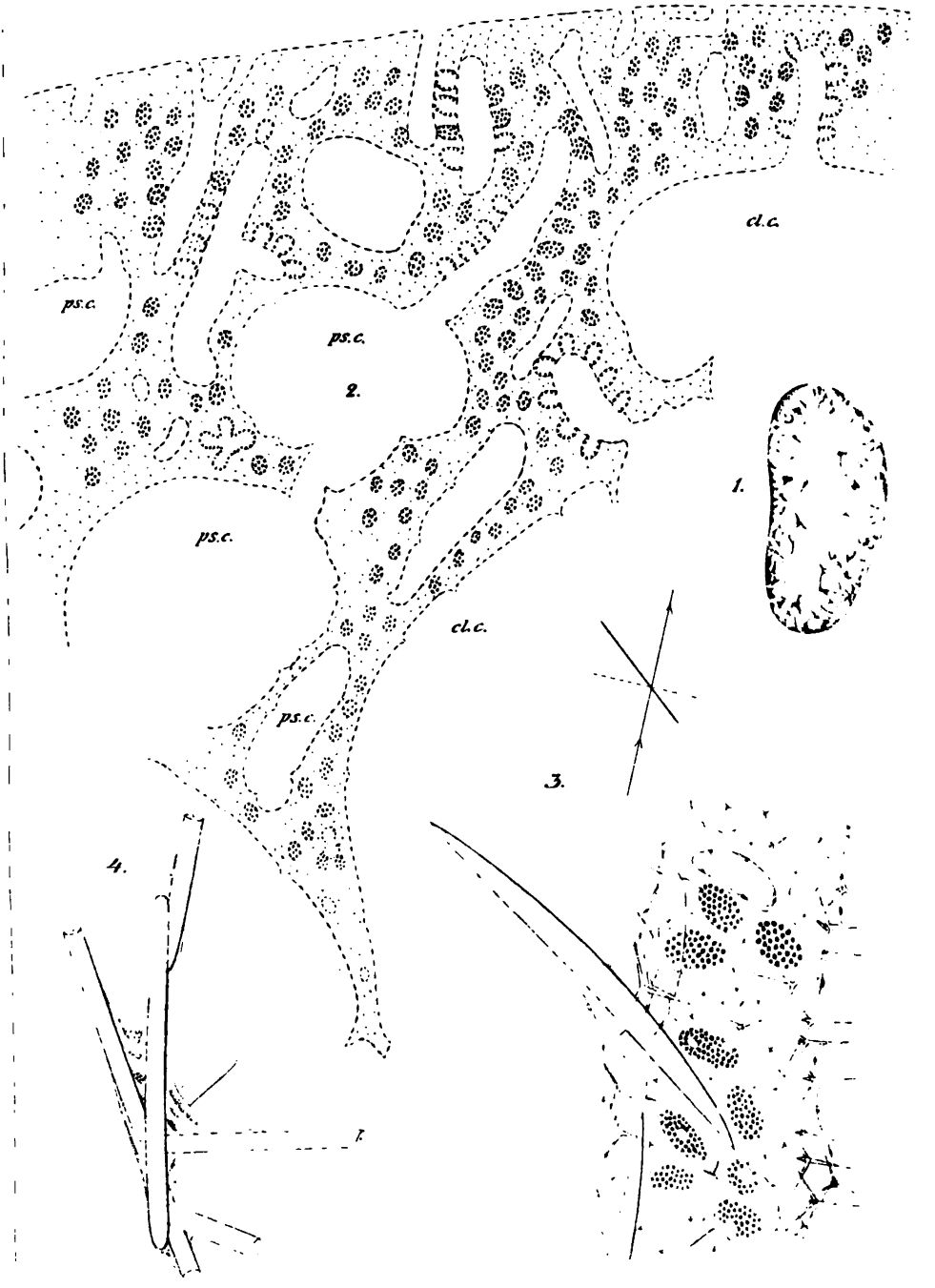
Naples. Aug. 4.

Digitized by Google

G. C. J. Vosmaer autogr.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Explanation of the Plates.

Plate 28.

(The figures are all drawn after specimens, preserved in spirit, in natural size.)

Fig. 1. *Leuconia aspera* var. *gigantea.*
Fig. 1a. » » » » Section through *A B* fig. 1.
Fig. 2. » » » » With numerous appendages.
Fig. 2a. » » » » Section through *A B* fig. 2.
Fig. 3. *Leuconia aspera* var. *crambessa*, showing here and there transitions (in shape) to var. *gigantea* and (in its spicules) to var. *typica.*
Fig. 4. *Leuconia aspera* var. *gigantea.* Small very flat specimen.
Fig. 4a. » » » » Section through *A B* fig. 4.
Fig. 5. *Leuconia aspera.* Transition between var. *crambessa* and var. *gigantea.*
Fig. 5a. » » Section through *A B* fig. 5.
Fig. 6. *Leuconia aspera* var. *gigantea.* Longitudinal section through the base, showing the entogastric septa.
Fig. 7. *Leuconia aspera* var. *gigantea.* (Other specimen.)
Fig. 8. » » » » Section at right angles through a colony.

Plate 29.

(I used Microscop HARTNACK; Cam. luc. of ZEISS-OBERHÄUSER.)

Fig. 1. *Leuconia aspera* var. *gigantea.* Section at right angles to the axis, showing the anastomoses of the septa, and the rather thin Sponge-wall. *cl.c.* = cloacal-cavity. $\times$ 4/3.
Fig. 2. The same. Part of the wall and entogastric septa, which form the pseudo-canals, *ps.c.* — *cl.c.* = cloacal-cavity. H. II. Cam. luc. Proj. obj. stage.
Fig. 3. *Leuconia aspera* var. Longitudinal section, showing gigantic rods; one protruding at an angle of about 45°, another totally immerged in the wall. H. IV. Cam. luc. Proj. obj. stage.
Fig. 4. *Reniera cratera* O. S., showing the structure of the spongin-substance. After a sublimat-preparation. H. VII. Cam. luc. Proj. obj. stage.

Digitized by Google

Zur Anatomie des Balanoglossus.

Vorläufige Mittheilungen

von

Dr. J. W. Spengel, Bremen.

Mit Tafel 30.

Der Umstand, dass in einer kürzlich erschienenen Abhandlung von W. Bateson über die früheren Entwicklungsstadien von *Balanoglossus* sp.[1] die baldige Veröffentlichung von Untersuchungen über die Anatomie dieses Thieres angekündigt ist, veranlasst mich, im Folgenden einige der hauptsächlichen Resultate mitzutheilen, zu denen mich meine eigenen Studien über diesen Gegenstand geführt haben. Zum besseren Verständnis füge ich ein paar Zeichnungen hinzu, verkleinerte Copien von einigen der für die ausführliche Publication angefertigten Abbildungen.

Hinsichtlich der Bezeichnung der Körperabschnitte schließe ich mich an Kowalevski an. Nur für den vordersten Abschnitt schlage ich statt des in keiner Weise zutreffenden Namens »Rüssel« die Bezeichnung »Eichel« vor, welche den Vorzug morphologischer Bedeutungslosigkeit hat und zugleich die Form dieses Theiles richtiger bezeichnet als irgend ein anderer Ausdruck. Die Eichel ist, wie schon aus Kowalevski's Beobachtungen hervorgeht, in erster Linie ein Bewegungsorgan und zwar das wichtigste des Thieres. Damit in Übereinstimmung steht die Thatsache, dass die Eichel wesentlich aus Muskeln aufgebaut ist, nämlich einer feinen Schicht von Ringmuskeln (Fig. 1 *rm*), welche unmittelbar unter der dünnen Basalmembran der Epidermis liegt, und einem dichten Filzwerk von Muskelfasern (*lm*), die vorwiegend eine longitudinale Richtung einhalten und den größten Theil des Innenraumes der Eichel ausfüllen. Nur ein axiales bald mehr bald minder ausgedehntes Gebiet lassen sie frei. Dieses ist von einem sehr zarten, unter dem Einfluss von Reagentien oftmals stark zerfallenden Bindegewebe eingenommen,

[1] W. Bateson, The early stages in the development of *Balanoglossus* (sp. incert.). in: Quart. Journ. Microsc. Sc. N. S. vol. 24. p. 207 ff. T. 18—21.

Digitized by Google

oder vielmehr von Mengen sternförmiger Zellen, die locker in Zusammenhang mit einander stehen und sich auch in die Zwischenräume der Längsmuskelfasern hinein erstrecken. Zwischen diesen Gewebselementen, den Längsmuskelfasern und den sternförmigen Zellen bleiben nun Hohlräume übrig und in diese hinein führen einer oder zwei Poren (*p*), welche an der dorsalen Seite der Eichel und zwar ganz unten an ihrer Wurzel, eben oberhalb der Verbindung mit dem Kragen, gelegen sind. Bei *Balanoglossus minutus* Kow. und *B. claviger* D. Ch. ist ein, ziemlich genau median gelegener Porus vorhanden, bei *B. Kowalevski* A. Ag. gleichfalls einer, der aber ganz nach der linken Seite gerichtet ist, während *B. Kupfferi* Will.-S. (Fig. 2) zwei symmetrisch gelegene Eichelporen hat. Jeder Porus führt in einen kurzen wimpernden Canal, welcher von Cylinderepithel ausgekleidet ist, das aber am inneren Ende desselben plötzlich aufhört, um dem Ansatz der Längsmuskeln Platz zu machen. Letztere, wie die Ringmuskeln, sind hervorgegangen aus der Wandung des sogenannten »Wassergefäßsackes« der *Tornaria*, dessen Mündungsabschnitt sich als wimpernder Canal unverändert erhält. Weder an der Spitze der Eichel, wo Delle Chiaje, Keferstein und Kowalevski einen Porus beschrieben haben, noch an der Basis der ventralen Seite, wo sich nach A. Agassiz ein langer, nach Kowalevski ein dreieckiger Spalt befinden soll, ist eine Öffnung vorhanden; alle diese Autoren sind durch Einziehungen der Eichelwand durch Muskeln getäuscht.

An der Wurzel der Eichel findet sich ein Complex von Organen. Der ventralen Seite zunächst ist unter der Epidermis der vordere unpaare Theil eines structurlosen, in kalter Kalilauge unlöslichen, durch warme aber zerstörbaren Skelettkörpers gelegen, den Kowalevski als »Rüsselgestell« bezeichnet (Fig. 3). Dieser unpaare Theil (Fig. 1 u. 3 *k*), der annähernd die Gestalt einer Sanduhr hat, ist an seiner ventralen Fläche mit einem zahnartigen Fortsatze (*z*) versehen, während er nach hinten übergeht in zwei flache bandförmige Schenkel (*s*), welche unter dem Epithel des Kragendarmes hinziehend das Lumen desselben spangenartig umgreifen und offenhalten. Dieses Eichelskelett ist ein Product des Darmepithels und kann aufgefasst werden als eine locale Verstärkung einer überall unter diesem befindlichen, doch an den meisten Stellen sehr dünnen Basalmembran. Die »Schenkel« liegen unter einem Paare von Falten der Kragendarmwand, der unpaare »Körper« aber zwischen der Eichelepidermis und einem Divertikel (Fig. 1 *d*) der Darmwand, welches von der Stelle ausgeht, wo sich zwischen den »Schenkeln« die Falten vereinigen und sich bis über das Vorderende des »Körpers«

Digitized by Google

hinaus ins Eichelinnere hinein erstreckt. Sein vorderer Abschnitt ist keulenförmig angeschwollen und entsendet einen sich auf die vordere Fläche des »Körpers« lagernden breiten Fortsatz ventralwärts. Mir scheint, dass dies Divertikel und namentlich der eben erwähnte Fortsatz desselben als die Matrix des »Körpers« anzusehen sind. Im Inneren ist ein enges, stellenweise obliterirendes Lumen vorhanden; die Wandung besteht aus langen fadenförmigen Zellen, wie sie sich ähnlich an vielen Stellen des Darmepithels finden. Eine Beschaffenheit derselben, welche an das Chordagewebe junger Elasmobranchier erinnerte (Bateson, l. c. p. 227), habe ich nie angetroffen. Bei sich regenerirenden Köpfen, deren Bildung ich bei *B. minutus* verfolgt habe, entsteht das Divertikel durch eine Ausstülpung der dorsalen Kragendarmwandung.

Die dorsale Seite des in Rede stehenden Organcomplexes wird von einem sackartigen Körper (Fig. 1, 2 u. 4 *h*) eingenommen, der mit einer ventralen Fläche dem Divertikel zugewendet ist, während die seitlichen gegen den Rücken hin convergiren und hier in einander übergehen; nach hinten, gegen den Kragen zu, läuft der Körper in einen kurzen Zipfel aus. Nach Allem, was ich habe ermitteln können, stellt dieser Körper einen allseitig geschlossenen Sack dar, dessen vorderer, größerer Theil meist leer ist, während der hintere Zipfel (s. Fig. 2) faden- und sternförmige Zellen enthält, deren Fortsätze zwischen den gegenüber liegenden Wandungen ausgespannt sind und contractil sein dürften. Außerdem liegen in der ventralen Wand feine parallele Quermuskelfasern, von denen ich jedoch nicht mit Sicherheit angeben kann, ob dieselben sich nicht auch auf die Seitenflächen erstrecken und so Ringmuskeln darstellen. Dieser Sack geht hervor aus dem von Fritz Müller entdeckten und von späteren Forschern näher beschriebenen »Herzen« der *Tornaria*. Dieses ist ein Bläschen, dessen zarte Wandung eine Musculatur besitzt, die völlig derjenigen des eben beschriebenen Sackes gleicht, und da auch im Übrigen das Lageverhältnis des Larvenherzens zum »Wassergefäßsack« sich ganz genau so gestaltet, wie es für diesen Sack des ausgebildeten Thieres hier geschildert ist, so darf man unbedenklich die Identität beider Theile annehmen. Dagegen wird man zweifelhaft bleiben, ob man diesen dorsalen Sack als »Herz« bezeichnen soll; denn er ist eben allseitig geschlossen und steht nicht in offenem Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem. Wenigstens ist es mir nie gelungen, einen solchen nachzuweisen, und wenn ich auch nicht unerwähnt lassen will, dass mir die Erkenntnis der gegenseitigen Beziehungen zwischen den an der Eichelbasis vereinigten Organen weit größere Schwierigkeiten bereitet hat als die Untersuchung irgend eines anderen Punktes

Digitized by Google

der complicirten *Balanoglossus*-Anatomie, und dass es mir nie gelungen ist, die letzten Zweifel hinsichtlich der Richtigkeit meiner Befunde zu beseitigen, so glaube ich doch gerade für die Behauptung eintreten zu können, dass eine Communication des »Herzens« mit dem Blutgefäßsystem nicht besteht, wie ich in der zu publicirenden Monographie durch eine ausführliche Darlegung meiner ontogenetischen Beobachtungen erklären werde. Das »Herz« liegt vielmehr dem Blutgefäßsystem nur an, und zwar einem Blutraume (Fig. 1 u. 4 *b*), der sich zwischen der ventralen Wandung des Herzsackes und der dorsalen des skeletogenen Darmdivertikels befindet. Mit diesem Blutraume steht endlich der letzte Theil des die Eichelbasis einnehmenden Organcomplexes in Verbindung, dessen Verhältnis zu den übrigen aber erst verständlich werden kann, nachdem wir uns über die Art der Begrenzung des Ganzen unterrichtet haben. Alle die bisher beschriebenen Gebilde liegen nicht im Inneren der Eichelhöhle, sondern gänzlich außerhalb derselben, und zwar ihrer hinteren, kragenwärts gekehrten Wandung dicht angeschmiegt. Dieser Theil der Wandung ist nämlich im Gegensatz zu den seitlichen nicht aus Muskelmassen gebildet, sondern stellt einen dünnen epithelialen Überzug der basalen Organe dar (Fig. 4 *es*), und man erkennt namentlich an sagittalen und frontalen (Fig. 2) Längsschnitten durch die Eichel deutlich den Übergang in das Epithel des Mündungscanals. Man wird also das anatomische Verhältnis richtig ausdrücken, wenn man von einer Einstülpung des basalen Organcomplexes in den Boden der Eichelhöhle spricht; ontogenetisch kommt dies Verhalten durch eine Über- resp. Umwachsung jener Theile durch den sich mehr und mehr ausdehnenden und schließlich die Eichel ganz ausfüllenden »Wassergefäßsack« zu Stande. Die Berührung aber zwischen der hinteren Wand der Eichelhöhle und den in ihre Einstülpung eingesenkten Organen wird nicht überall eine innige: es bleibt vielmehr vorn, also an dem gegen die Eichelspitze gerichteten Ende und an beiden Seiten ein Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Wänden, ein Raum, der communicirt mit dem vorhin beschriebenen zwischen »Herzen« und Darmdivertikel gelegenen Blutraum. Dieser Raum ist nicht leer, sondern angefüllt mit einem von bluterfüllten Canälen durchzogenen Zellenkörper (Fig. 4 *b'*). Es liegt, mit anderen Worten, quer über dem von Darmdivertikel, Blutraum und »Herzen« zusammengesetzten Gebilde ein spongiöser Körper von ungefähr hufeisenförmiger Gestalt, der von verzweigten Blutcanälen durchzogen ist, und diese Blutcanäle communiciren mit dem größeren centralen Blutraume. Ich glaube, dass für dies Gebilde keine Deutung so nahe liegt als die einer inneren »Kieme«. Da

Digitized by Google

die Blutcanäle nur durch das dünne Epithel des Bodens der Eichelhöhle von dieser getrennt sind, ein Wechsel des in der Höhle enthaltenen Wassers aber durch den Porus bei allen Bewegungen der Eichel stattfinden muss, so kann eine Oxydation des Blutes auf diesem Wege offenbar in reichlichem Maße erfolgen. *Balanoglossus* besäße danach außer den sogleich näher zu beschreibenden Darmkiemen noch eine »Eichelkieme« von ganz anderem Bau als jene.

Eine kaum minder complicirte Verbindung verschiedener Organe ist der Körperabschnitt, den wir mit den älteren Autoren als »Kragen« bezeichnen können. Er umschließt den vordersten Abschnitt des Darmes, in den eine weite Mundöffnung hineinführt. Der die Darmwandung stützenden schenkelartigen Fortsätze des Eichelskelettes ist bereits oben Erwähnung gethan, eben so des zahnartigen ventralen Fortsatzes des Skelettkörpers. Es sei hierzu nur noch bemerkt, dass dieser Zahn wohl kaum als Kauapparat angesehen werden darf, da seine Beweglichkeit eine sehr geringe und er überdies von dem weichen Darmepithel überzogen ist; ich möchte eher annehmen, dass er nur zur Verstärkung des Skelettkörpers dient. Im Inneren des Kragens findet sich wie in demjenigen der Eichel ein Raum, der zum großen Theil von Musculatur und Bindegewebe erfüllt ist; zwischen diesen Geweben bleiben aber unregelmäßig gestaltete Lücken, in welche von außen her Wasser aufgenommen wird. Die Zugänge zu diesen Hohlräumen sind die in meiner früheren Mittheilung als »Kragenporen« bezeichneten zwei kurzen Röhren, welche von der vorderen Wand des ersten Kiemensackpaares nach vorn in die Kragenhöhle hineinragen (Fig. 5 *kr*). Es sind von hohem Wimperepithel gebildete Canäle, deren gegen die Epidermis gekehrte Wand der Länge nach eingefaltet ist, so dass das Lumen auf dem Querschnitte halbmondförmig erscheint. Das Epithel geht am äußeren Ende direct in dasjenige der vordersten Kiementasche über, am inneren aber wird es plötzlich ganz flach und läuft aus in die Wandung, welche die Kragenhöhle umhüllt. Es kehren hier im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wieder, welche wir in der Eichel getroffen haben: der Übergang eines epithelialen Canales in eine aus Muskeln und Bindegewebe zusammengesetzte Wand. Diesem anatomischen Befunde entspricht auch die ontogenetische Beobachtung: die Wände der Kragenhöhle gehen aus den zwei vorderen abgeplatteten Säcken hervor, welche bei der *Tornaria* zu den Seiten des Mitteldarmes liegen, indem das ursprünglich einschichtige Epithel derselben sich verwandelt in Muskelfasern und Bindegewebszellen. Die »Kragenporen« entstehen als Auswüchse der ersten Kiemensäcke und

Digitized by Google

verbinden sich erst nachträglich mit der Kragenhöhle. Die letztere ist nach dem eben Gesagten aus einer paarigen Anlage hervorgegangen, so dass wir von einer rechten und einer linken Kragenhöhle zu sprechen hätten, die sich in der dorsalen und der ventralen Mittellinie berühren. Bei *B. minutus*, *claviger* und *Kupfferi* findet aber eine Verschmelzung der beiden Höhlen zu einer einzigen ringförmigen statt; bei *B. Kowalevski* bleiben sie zeitlebens getrennt. In beiden Fällen bewirkt aber die Aufnahme von Wasser durch die »Kragenporen« eine Anschwellung des Kragens, und indem mit dieser die Muskeln des Innenraumes zusammenwirken, entsteht ein Locomotionsapparat, der den der Eichel ergänzt. Da diese beiden Theile allein den ganzen Körper des *Balanoglossus* fortzubewegen haben, so wird es am Platze sein, hier ein paar Worte über die Bewegungsweise des Thieres zu sagen. Es liegen mir darüber namentlich Beobachtungen an *B. claviger* vor, der in reinem Sande lebt. Wird ein unversehrtes Thier auf eine nicht zu feste Sandfläche gelegt, so sucht es die Eichel, über deren Oberfläche peristaltische Wellen hinlaufen, in den Boden einzuschieben, was nur langsam gelingt, aber besonders schwer wird, wenn die Eichel bis an den nun starken Widerstand entgegensetzenden breiteren Kragen vorgedrungen ist. Da die Mundöffnung nicht geschlossen werden kann, so füllt sie sich mit Sand, der während des Fortschreitens der Bewegung tiefer und tiefer in den Darm gepresst wird. Ist endlich auch der Kragen ganz in den Sand hineingerückt, so betheiligt er sich in sehr wirksamer Weise an der Arbeit, und nun geht es rascher vorwärts, bis das Thier völlig im Boden vergraben ist. Der durch den Mund aufgenommene Sand passirt dabei den ganzen Darm und tritt, durch die schleimige Absonderung der Darmwandung locker zusammengehalten, als ein wurstförmiger Strang aus dem After hervor. Die Nahrungsaufnahme scheint also aufs innigste an die Locomotion gebunden zu sein. Die genaue Schilderung der Anordnung der Musculatur, welche bei den verschiedenen Arten nicht völlig gleich ist, kann erst in der Monographie erfolgen. Hier sei nur zweier starken Muskelmassen erwähnt, die vom Eichelskelett ausgehen und erst den Schenkeln desselben folgend fächerförmig nach der ventralen Seite und hinten bis an das Ende der Kragenhöhle ausstrahlen.

Außer diesen dem Kragen allein eigenen oder aus der Eichel in denselben sich erstreckenden Theilen sind nun aber im Inneren des Kragens noch Gebilde vorhanden, welche aus der darauf folgenden Körperregion in denselben hineinragen. Diese finden sich auf der dorsalen Seite und bilden zusammen einen starken Strang, welcher den Kragen

Digitized by Google

seiner ganzen Länge nach durchzieht. Die Mitte des Stranges nimmt ein longitudinales Blutgefäß ein (Fig. 1 *b''*, Fig. 5 u. 6 *bd*), das sich vorn in den oben beschriebenen Blutraum zwischen Darmdivertikel und »Herz« (Fig. 1 *b*) ergießt und an der Eichelwurzel 1) mit Gefäßen communicirt, die nach vorn hin ein Netz unter der Epidermis der Eichel bilden, und 2) mit zwei stärkeren Gefäßen, die parallel den Schenkeln des Eichelskelettes nach hinten ziehend den Kragendarm umgeben und sich in das ventrale Gefäß der Rumpfregion (Fig. 1 *b''''*) ergießen (bei *B. minutus* durch Vermittlung eines Bündels paralleler Gefäße [Fig. 1 *b'''*] in der hinteren Hälfte der ventralen Mittellinie des Kragens). Zu jeder Seite des dorsalen Gefäßes liegt ein Gewebsstrang, in dessen dorsaler Hälfte kräftige Längsmuskelfasern (Fig. 6 *rlm*) liegen; es sind Fortsetzungen der Längsmuskeln der Rumpfregion, die sich am Eichelskelett inseriren.

Parallel mit diesen Strängen und ihnen vom Rücken her unmittelbar angelagert finden wir endlich ein bald mehr bandförmiges bald mehr cylindrisches Organ (Fig. 1 u. 6 *n*), etwa von der gleichen Breite wie der eben geschilderte Strang. Vorn und hinten geht dasselbe (Fig. 1) in die Epidermis über und zwar vorn an der Stelle, wo die Epidermis der Eichel sich in das Epithel der inneren Kragenoberfläche fortsetzt und hinten in den die dorsale Mittellinie der Rumpfregion einnehmenden verdickten Epidermisstreifen, den wir sogleich näher zu betrachten haben werden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Organ nervöser Natur ist: die ventrale Hälfte (Fig. 6 *nf*) desselben besteht aus einer durchaus der sogenannten Punktsubstanz des Centralnervensystems der Anneliden und Insecten entsprechenden Masse, die hauptsächlich aus äußerst zarten Längsfasern zusammengesetzt ist, die dorsale (Fig. 6 *n*) aus dicht an einander liegenden Zellen. Im Inneren dieser Zellenmasse befinden sich zahlreiche kleine, bald längliche oder gar gewundene, bald mehr kugelige Hohlräume, um welche die nächstgelegenen Zellen epithelartig angeordnet sind. Eine ziemlich kräftige Cuticula begrenzt das Lumen. Bateson (l. c. p. 225) spricht von nur einem Lumen und scheint geneigt zu sein, darin ein dem Centralcanal des Wirbelthiermarkes analoges Gebilde zu erblicken. Vergleichung von Quer- und Frontalschnitten thut indessen aufs überzeugendste dar, dass viele Hohlräume vorhanden sind, die nicht mit einander communiciren. Dieselben scheinen mir auch auf eine andere Weise zu entstehen als der Centralcanal: sie bilden sich beim Längenwachsthum des Kragen-Nervenstranges, ob nur am vorderen Ende oder an beiden, vermag ich nicht zu entscheiden. Die erste Anlage des Nervenstranges aber ent-

Digitized by Google

steht als eine Einstülpung der Epidermis des Kragens in der dorsalen Mittellinie, und zwar bei der Larve sowohl als auch bei der Regeneration des Kragens; in letzterem Falle war meist eine deutlich rinnenförmige Einstülpung zu beobachten, während nach den wenigen Schnitten, die ich von ein paar eben verwandelten Balanoglossen habe gewinnen können, nur eine leistenartige Einwucherung ohne Furche zu beobachten war. BATESON (l. c. p. 225) lässt den entsprechenden Theil des Nervensystems aus einer Verdickung des Kragen-Epiblasts entstehen, deren tiefste Schicht sich als ein solider Zellenstrang loslöst. So weit mir meine eigenen Beobachtungen ein Urtheil gestatten, will es mir scheinen, als ob BATESON wirklich in der von ihm beschriebenen Epiblast-Wucherung den ersten Anfang des Kragenstranges vor sich gehabt hat (Fig. 37 u. 38 *n*); dagegen dürfte der Zellenstrang, der in Fig. 39 *n.g* als der bereits vom Epiblast abgelöste Nervenstrang gedeutet ist, eher dem dorsalen Gefäß der Rumpfregion angehören [dann wäre auch die anliegende Leibeshöhle nicht die mittlere (*M''*), sondern die hintere (*M'''*)].

Als Anzeichen dieser Abstammung des Kragenstranges von der Epidermis erhalten sich bei gewissen Arten (*B. minutus*, *B. claviger*) einige außen von einer zarten Faserschicht bekleidete cylindrische Zellenstränge (Fig. 1 u. 6 *n'*), welche in sagittaler Richtung zur Epidermis ziehen und eine dauernde Verbindung mit dieser herstellen. Es scheinen nicht Überreste der ursprünglichen von der longitudinalen Einstülpung herrührenden Verbindung zu sein, sondern Theile, die sich beim Längenwachsthum von der Epidermis der vorderen oder hinteren Kragenfläche abgelöst haben; die Thatsache, dass in der Achse dieser sagittalen Stränge bisweilen ein wenn auch enger, doch sehr deutlicher Canal liegt, spricht dafür, dass sie ihre Entstehung in solchen Fällen der Bildung einer Sagittalfurche verdanken. Bei *B. Kupfferi* und *B. Kowalevski* habe ich diese sagittalen Communicationsstränge nie getroffen.

Der bisher betrachtete Theil des Nervensystems, den ich seiner Lage und besonderen Differenzirung wegen als den centralen glaube gelten lassen zu können, steht nun in Verbindung mit anderen, deren Schilderung hier eingeschaltet werden mag. Nach vorn hin setzt sich der Kragenstrang, wie wir bereits sahen, in Verbindung mit der Epidermis der Eichel. Seine Faserlage geht in eine vollkommen übereinstimmend gebildete Schicht von »Punktsubstanz« über, welche an der Eichelbasis einen Ring (Fig. 2 *nf*) von ansehnlicher Stärke unter der Epidermis bildet, gegen die Eichelspitze hin allmählich sich zuschärft und schließlich äußerst fein wird, aber immer erkennbar bleibt. Eben so

Digitized by Google

setzt sich die »Punktsubstanz« unter dem Epithel der inneren und äußeren Kragenwand und von hier aus selbst unter dem Darmepithel hin fort, wo sie namentlich in der Mitte der dorsalen Seite eine ziemlich mächtige Lage bildet. Unter der Kragenepidermis zeigt sie ein paar regelmäßige ringförmige Verdickungen, deren bedeutendste auf der Grenze zwischen Kragen und Kiemenregion sich findet. Endlich sind zwei hiervon ausgehende Längszüge zu erwähnen, die in der dorsalen und ventralen Mittellinie durch die ganze Rumpfregion bis an den After (Fig. 7 u. 11 *nd*, *nv*) verlaufen. Auch diese Längsnervenstränge sind nichts als Verstärkungen der sonst dünnen Faserschicht, welche überall unter der Epidermis mehr oder minder deutlich nachzuweisen ist. Die die Faserstränge bedeckenden Theile der Epidermis zeichnen sich besonders aus durch den fast vollständigen Mangel oder doch eine sehr starke Reduction der Drüsenzellen. In einer, wie es scheint, regellosen Vertheilung treten Zellen von ganz ungewöhnlichen Dimensionen auf mit großem Kern, stark lichtbrechendem Nucleolus und je einem starken Fortsatz, der in einer Röhre durch die Fasersubstanz hinzieht; diese riesigen Elemente sind unzweifelhaft Ganglienzellen, und ihr regelmäßiges Vorkommen im Kragenstrange bildet ein Argument für die Deutung desselben als des Centraltheiles (Fig. 6 *ga*) des Nervensystems.

An dem auf den Kragen folgenden dritten Abschnitt des Körpers, dem Rumpf, können wir bei allen Arten eine vordere Region unterscheiden, die durch den Besitz der charakteristischen, dem Namen »Enteropneusten« zu Grunde liegenden Kiemen ausgezeichnet ist (Kiemenregion). Der Bau dieser Kiemen ist in seinen wesentlichen Zügen viel weniger complicirt, als man nach KOWALEVSKI's Beschreibung zu glauben geneigt ist, obwohl diese in den Hauptpunkten richtig ist. Man gelangt am leichtesten zum Verständnis dieser Bildung durch die Untersuchung von *B. Kupfferi* und *B. Kowalevski*, deren Kiemenapparat sich durch die gleichen Charaktere von dem des *B. minutus* und *B. claviger* unterscheiden. Die Kiemen sind paarige, zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene taschenförmige Aussackungen der dorsalen Darmwand (Fig. 7 *ks*). Jede dieser Taschen öffnet sich durch einen ziemlich kurzen Canal nach außen (*kp*) in eine Längsrinne, welche parallel der Medianlinie etwas seitwärts gelegen ist, und durch eine weite Öffnung nach innen ins Darmlumen. Die innere weitere Öffnung ist aber nicht frei, sondern bedeckt von einer deckelartigen Klappe (*kd*), die von der medialen Seite entspringt und sich von hier aus lateralwärts über die Öffnung hinlegt. Da die Klappe etwas schmaler ist als die Öffnung und

Digitized by Google

auch an ihrem freien lateralen Ende nicht ganz bis an den Rand dieser heranreicht, so bleibt um sie herum ein ⊃-förmiger Spalt, der die Communication zwischen der Darmhöhle und der Kiementasche vermittelt (s. Fig. 8 links oben *4*, *5*). In dieser einfachen Gestalt erhält sich der Apparat bei *B. Kupfferi* und *B. Kowalevski* zeitlebens. Bei *B. minutus* und *B. claviger* aber wird dieser Spalt unterbrochen durch eine Anzahl zarter Brücken, welche sich vom Rande des Deckels zu dem der Taschenöffnung hinüberspannen: hier communiciren also die beiden Hohlräume durch eine Reihe kleiner fensterartiger Öffnungen (Fig. 8, *2*, *6*, *7*). Die Wandungen dieser Hohlräume sind durch chitinöse Skelettspangen (Fig. 9) gestützt, vertical zur Darmwand stehende Blätter, deren je drei an ihrem medialen Ende durch longitudinale Bindestücke zu einer dreizinkigen Gabel verbunden sind. Diese drei Zinken verhalten sich zu den Theilen einer Kiementasche folgendermaßen. Die Deckel (Fig. 10 *kd*) sind nicht solide, sondern hohle Ausstülpungen der Darmwand. Nun erzeugt eine jede der beiden Epithelflächen, welche der Wand der Kiementasche gegenüber liegen, eine Chitinlamelle (die man aufzufassen hat als eine Verstärkung der Basalmembran des Epithels); es liegen also in jedem Deckel zwei Blätter, durch den Hohlraum des Deckels von einander getrennt. Dagegen erzeugen die Wände (Fig. 10 *w*) zweier auf einander folgender Kiementaschen gemeinsam ein Blatt. Die dreizinkige Gabel aber kommt dadurch zu Stande, dass sich das eine, zwischen zwei benachbarten Kiementaschen gelegene Blatt an seinem medialen Ende mit dem zunächst gelegenen Blatte des voraufgehenden und des folgenden Deckels verbindet (s. Fig. 8). Es gehören mithin einer Kiementasche Theile zweier Skelettgabeln an, ein Verhältnis, das zur Folge hat, dass das vorderste Skelettstück nur eine zweizinkige Gabel darstellt. Diese dreizinkigen Gabeln sind vollkommen richtig von AGASSIZ für *B. Kowalevski* beschrieben und abgebildet (p. 433, pl. 2. fig. 17). KOWALEVSKI's Schilderung und Abbildung des Kiemenskeletts von *B. minutus* ist dagegen nicht ganz richtig: KOWALEVSKI hat die zahlreichen einzelnen Glieder für ein zusammenhängendes Ganzes gehalten (Taf. 3 Fig. 16), während in Wirklichkeit eine Verbindung nur besteht zwischen den drei Zinken jeder Skelettgabel und zwar durch feine Chitinstäbe, die in die oben beschriebenen Brücken eingeschlossen sind. Es unterscheidet sich also das Kiemenskelett der beiden von KOWALEVSKI untersuchten Mittelmeerarten von *B. Kowalevski* und *B. Kupfferi* nur durch die Existenz dieser Querverbindungen zwischen den drei Zinken der Gabeln (s. Fig. 8 *4*, *5* u. *6*, *7*). Über den feineren Bau der Kiemen sei hier nur bemerkt, dass der äußeren

Digitized by Google

Fläche der Kiementaschen Muskelfasern angelagert sind, die um die Mündung als schwache Sphincteren angeordnet sind. Von den complicirten Blutgefäßen der Kiementaschen, die KOWALEVSKI abbildet (Taf. 2 Fig. 7), habe ich nichts gefunden; statt dessen habe ich überall ein unter dem Epithel des Deckenrücken und ein unter der mittleren Skelettzinke hinziehendes Gefäß getroffen, letzteres in Zusammenhang mit Gefäßen der Darmwand stehend. Die Blutzufuhr erfolgt bei *B. minutus* durch Gefäße, welche ziemlich symmetrisch vom dorsalen Mediangefäß entspringen. Am Hinterende der Kiemenreihe findet beständig eine Bildung weiterer Kiementaschen statt und zwar nach dem Muster der Entwicklung der ersten Kiementaschen in der Larve: es entstehen paarige Aussackungen der Darmwand mit Anfangs kreisförmiger Öffnung; diese wird durch die Bildung eines von der medialen Seite entspringenden zungenförmigen Deckels bald halbmondförmig und nimmt schließlich die oben beschriebene Gestalt eines schmalen lang ⊃-förmigen Spaltes an. Die Form des Darmquerschnittes in der Kiemenregion ist von KOWALEVSKI richtig dargestellt; bei *B. Kupfferi* nähern sich die seitlichen Enden der gegenüber liegenden Kiementasche einander nicht so sehr und in Folge dessen bleibt ein offener Zusammenhang zwischen der dorsalen respiratorischen und der ventralen nutritorischen Hälfte der Darmhöhle bestehen; damit in Einklang steht das Fehlen eines taschenartigen Verschlusses bei *B. Kupfferi*, wie solcher bei *B. minutus* den dorsalen Theil nach hinten begrenzt.

Zwischen der Darmwand und dem zugehörigen Kiemenapparat einerseits und der Epidermis andererseits bleibt ein Raum, der von einem somatischen und einem splanchnischen Blatt begrenzt ist. In beiden ist Musculatur entwickelt und zwar im somatischen bei allen Arten ziemlich mächtig entwickelte Längsmuskeln, bei *B. minutus* auch deutliche, wenn auch verhältnismäßig schwache, zu äußerst, unmittelbar unter der Epidermis gelegene, Ringmuskeln; bei *B. Kupfferi* vermisse ich die letzteren vollständig. Im splanchnischen Blatt scheinen überall nur Quermuskeln ausgebildet zu sein. Diese aber sind von einer ungewöhnlichen Anordnung, indem sie nicht um den ganzen Darm herumziehen, sondern in den beiden Mittellinien sich auf das hier vorhandene Längsgefäß hinüber schlagen und entweder dessen Wandung bilden (*B. Kupfferi*) oder dieser dicht anliegen (*B. minutus*). Auf solche Weise bleiben (s. Fig. 7) die rechte und die linke Rumpfhöhle von einander getrennt, und zwar an der ventralen Seite bei allen von mir untersuchten Arten und in der ganzen Länge des Rumpfes, an der dorsalen Seite nur bei einigen Arten (z. B. *B. Kupfferi*) vollständig, bei den übrigen

Digitized by Google

bloß stellenweise. Die vollständige Trennung repräsentirt den ursprünglicheren Zustand; denn die Wandungen dieser Höhlen gehen aus dem hinteren Paar von Coelomsäcken der Larve hervor. Um auf diese Rumpfhöhlen, welche sich durch alle folgenden Körperabschnitte hindurch bis an das Hinterende erstrecken, nicht wiederholt zurückkommen zu müssen, sei hier erwähnt, dass dieselben nicht leer sind, sondern eine bei Einwirkung von Reagentien gerinnende Flüssigkeit enthalten, in der verästelte (amöboide?) Zellen suspendirt sind. Bei *B. Kupfferi* findet sich diese Flüssigkeit nebst ihren Körperchen auch in der Kragenhöhle. Die Zellen nehmen hier ihren Ursprung in zwei Paaren von polsterförmigen Verdickungen an der hinteren Wand der Kragen- resp. der vorderen Wand der Rumpfhöhle. Bei *B. minutus* scheinen sie sich von dem Epithelüberzuge des dorsalen Mediangefäßes abzulösen. Bei letztgenannter Art sind ferner in diesen Höhlen und ihren Adnexen (z. B. Hohlraum der Kiemensackdeckel) und auch in den Hohlräumen der Eichel kugelige oder eiförmige Häufchen von dichtgekörnten Zellen mit großem Kern und Kernkörperchen vorhanden, von denen ich nicht sicher zu sagen vermag, ob sie zu den normalen Bestandtheilen des *Balanoglossus*-Körpers gehören, oder parasitäre Gebilde sind. Hinsichtlich der Längsmusculatur ist noch zu erwähnen, dass diese sich bei *B. Kowalevski* zu zwei starken Bändern verdickt, welche neben der ventralen Mittellinie durch die ganze Länge des Rumpfes hinziehen. AGASSIZ hat die dadurch entstehenden leistenartigen Erhebungen der Körperoberfläche beschrieben und abgebildet (p. 434, pl. 3 fig. 3 und 10 *vd''*). In der dorsalen und der ventralen Mittellinie verlaufen bei allen Arten die zwei Haupt-Gefäßstämme (Fig. 7 u. 11 *bd*, *bv*) des Rumpfes. Bei *B. minutus* habe ich an beiden deutliche, sich wellenförmig fortpflanzende Contractionen wahrgenommen. Beide Gefäßstämme stehen unter einander in Verbindung durch Netze von engeren oder weiteren Blutcanälen, die sich überall unter der Epidermis und unter dem Darmepithel ausbreiten.

Wir kehren nun zur Kiemenregion zurück. Schon in dieser beginnen bei allen Arten die Geschlechtsdrüsen, um sich mehr oder weniger weit über das hintere Ende des Kiemenkorbes in die folgende Region hinein zu erstrecken. Alle von mir untersuchten Arten sind getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsdrüsen entsprechen einander bei Männchen und Weibchen nach Gestalt und Lage völlig. Es sind entweder einfache oder verästelte Schläuche, die zu beiden Seiten der Kiementaschen in einer ziemlich langen Reihe auf einander folgen. Eine Übereinstimmung mit den Kiemensäcken derart, dass auf je ein Paar dieser auch ein

Digitized by Google

Paar von Geschlechtsdrüsen käme, besteht nicht durchweg. Jeder Schlauch (Fig. 11 *g*) mündet durch einen, wenn auch engen, so doch jederzeit deutlichen Porus (*g'*), der lateral von den Kiemensackmündungen im Bereiche der diese aufnehmenden Längsfurchen gelegen ist. Bei *B. Kupfferi* sind jederseits zwei Reihen von Geschlechtsdrüsen vorhanden, nämlich außer der lateralen eine medial von den Kiemenmündungen, zwischen diesen und dem dorsalen Mediangefäß hinziehende. Die erstere ist in der Entwicklung der Geschlechtsstoffe oft weiter vorgeschritten als die letztere und reicht außerdem nicht über die Kiemenregion hinaus. Bei derselben Art pflegen die der Kiemenregion angehörigen Geschlechtsdrüsen am entwickeltsten zu sein, während bei *B. minutus* die auf den Kiemenkorb folgende Region als eine besondere Genitalregion unterschieden werden könnte, weil in ihr die Geschlechtsdrüsen vorzugsweise entwickelt sind; diese sind hier stets gegabelt und zwischen den beiden Ästen findet sich ein Aufhängeband, das vom Darm entspringt. Bei *B. claviger*, *B. Robinii* Giard (der mir übrigens mit der ersteren Art identisch zu sein scheint) und einer noch unbeschriebenen großen Art aus dem Rothen Meer entstehen durch starke seitliche Ausdehnung und gleichzeitige Abplattung der die Geschlechtsdrüsen bergenden Theile die höchst charakteristischen flügelartigen Verbreiterungen der Kiemen- und Genitalregion (cf. Delle Chiaje und Kowalevski). Eine eigentliche Leberregion, wie sie von Kowalevski charakterisirt ist, finde ich nur bei den eben genannten drei Arten und bei *B. minutus*. Bei allen sind hier paarweise angeordnete Aussackungen der dorsalen Körperwand vorhanden, in deren jede eine entsprechende Ausstülpung des Darmes, durch braunes bis grünes Pigment ausgezeichnet, hineinhängt. Bei *B. claviger* sollen nach Kowalevski's Beschreibung die Leberausstülpungen nicht paarweise stehen, sondern »in einer bedeutenden Menge an einander gehäuft« sein. Dies ist eine Täuschung: in Wirklichkeit besteht auch hier eine ziemlich regelmäßige paarweise Anordnung, und es sind nur die äußeren Enden der hier hammerförmig gestalteten Säcke, die sich bei der dichten Stellung durch einander schieben. Über die auf die Leberregion folgende Endregion ist nichts Besonderes hier zu bemerken. Der After ist stets weit geöffnet und entbehrt eines Sphincters.

Bremen, Juli 1884.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 30.

Fig. 1. Eichel und Kragen von *B. minutus* durch einen Sagittalschnitt halbirt (schematisch): *b* Blutraum zwischen Darmdivertikel und Herz; *b'* spongiöser Gefäßkörper oder »Eichelkieme«; *b''* dorsales Mediangefäß des Kragens; *b'''* ventrales Gefäßbündel desselben sich in *b''''*, das ventrale Mediangefäß des Rumpfes, fortsetzend; *d* Darmdivertikel; *h* Herz; *k* Körper des Eichelskeletts; *lm* Längsmuskeln der Eichel; *n* Nervenstrang des Kragens; *n'*, *n'*, *n'* sagittale Communicationsstränge; *p* Eichelporus; *rm* Ringmuskeln der Eichel; *s'* Darmfalten, den Schenkel des Eichelskeletts bedeckend.

Fig. 2. Frontalschnitt durch die Wurzel der Eichel von *B. Kupfferi*: *b* Blutraum; *ee* epithelartiger Überzug des Herzens; *eh* Eichelhöhle; *h* Herz; *nf* Nervenfaserschicht; *p* rechter, *p'* linker Eichelporus; *sk* seitliche vordere Ausläufer des Skelettkörpers.

Fig. 3. Eichelskelett von *B. minutus*: *k* Körper; *s*, *s* Schenkel; *z* Zahn.

Fig. 4. Querschnitt durch den Organcomplex an der Basis der Eichel, vor dem Skelett, von *B. minutus*: *b* Blutraum; *b'* spongiöser Gefäßkörper oder »Eichelkieme«; *d* Darmdivertikel; *ee* Epithelüberzug, von der hinteren Wandung der Eichelhöhle herrührend; *h* Herz, dessen Lumen hier fast ganz durch Zellen der Wandung angefüllt ist.

Fig. 5. Querschnitt durch den hintersten Theil des Kragens von *B. minutus*: *b'''* ventrales Gefäßbündel des Kragens; *bd* dorsales Mediangefäß; *kr*, *kr* Kragenporen; *lm* Längsmuskeln; *n* Nervenstrang.

Fig. 6. Querschnitt durch den dorsalen Nervenstrang des Kragens und die anliegenden Organe von *B. minutus*: *bd* dorsales Mediangefäß; *ep* Epidermis; *ga* eine riesige Ganglienzelle; *lm* Längsmuskeln; *m* Radiärmuskeln; *n* zelliger, *nf* faseriger Theil des Nervenstranges; *n'* ein sagittaler Communicationsstrang; *rh* Fortsetzung der rechten, *rh'* der linken Rumpfhöhle in den Kragen; *rhm*, *rh'm* die dazu gehörigen Längsmuskeln. [In dieser Figur ist leider, abweichend von den übrigen, die dorsale Seite abwärts gekehrt.]

Fig. 7. Querschnitt durch die Kiemenregion von *B. minutus*: *bd* dorsales, *bv* ventrales Mediangefäß; *g* Geschlechtsdrüse; *g'* Mündung derselben; *kd* Kiemensackdeckel; *kp* Kiemensackmündung; *ks* Kiemensack; *lm* Längsmuskeln; *nd* dorsaler, *nv* ventraler Nervenstrang.

Fig. 8. Drei Kiemenpaare in schematischer Darstellung, flach ausgebreitet gedacht: *1* der Deckel *kd* ist nach Durchtrennung der brückenartigen Verbindungsstäbchen emporgehoben; in *2* befindet er sich in seiner natür-

Digitized by Google

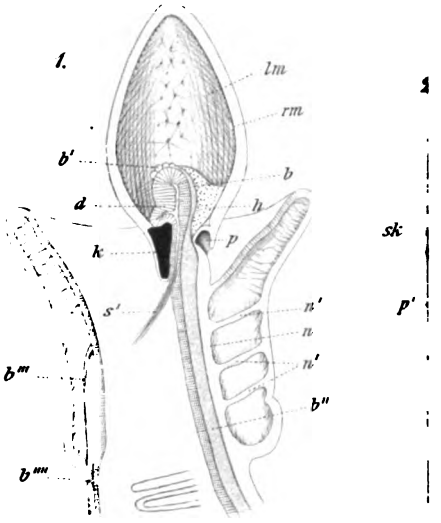
lichen Lage, festgehalten durch die brückenartigen Stäbchen; in *3* ist er nahe dem medianen Ursprung abgeschnitten, so dass man die Mündung des Kiemensackes *kp* sieht. Auf der linken Seite sind die Skelettheile in die Umrisse der Kiemen eingezeichnet: *5* von *B. Kupfferi* und *Kowalevski*, *4* vorderste, zweizinkige Gabel; *6* von *B. minutus* und *claviger*; *7* vorderste, zweizinkige Gabel.

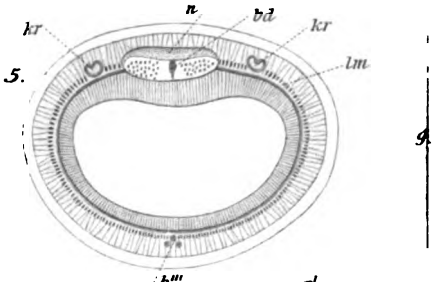
Fig. 9. Kiemenskelett von *B. Kupfferi* oder *Kowalevski* (*a*) und *B. minutus* oder *claviger* (*b*) (schematisch).

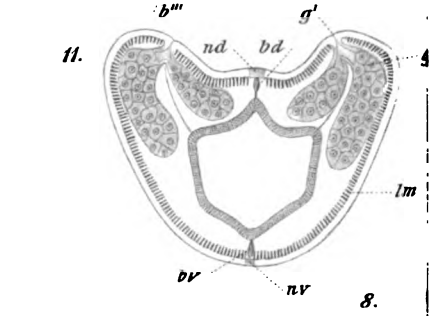
Fig. 10. Querschnitt durch zwei Kiemensäcke von *B. minutus* (Theil eines Frontalschnittes durch die Kiemenregion): *br* brückenartige Verbindungsstücke; *kd* Kiemensackdeckel; *ks* Kiemensack mit den darin gelegenen zwei Chitinblättern; *w* Wand zwischen den benachbarten Kiemensäcken mit dem darin gelegenen einen Chitinblatt.

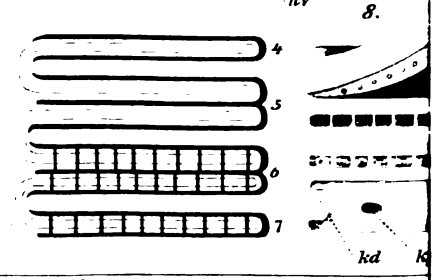
Fig. 11. Querschnitt durch die Genitalregion von *B. minutus*: *bd* dorsales, *bv* ventrales Mediangefäß; *g* Genitaldrüse; *g'* Mündung derselben; *lm* Längsmuskeln des Rumpfes; *nd* dorsaler, *nv* ventraler Mediannerv.

Digitized by Google









Digitized by Google

Digitized by Google

Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschliefslich der Pteropoden).

Von

Dr. Paulus Schiemenz in Neapel.

Litteraturverzeichnis.

Agassiz, A., Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. VII. p. 176.

Baer, C. E. v., 1. Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Muscheln und über ein System von Wassergefäßen in diesen Thieren. FRORIEP's Not. 1826. Nr. 265.

*—— 2. Beiträge zur Kenntnis der niederen Thiere. Nova Acta physico-medica Acad. Caes. Leop.-Carol. V. 13. Bonn 1827.

*Barkow, ..., Der Winterschlaf. Berlin 1839.

Barrois, Th., 1. Sur l'anatomie du pied des Lamellibranches. Bull. Sc. du Dép. du Nord. 1879. No. 1. p. 7. Siehe ferner No. 7, 8, 9, 10, 11.

—— 2. Les glandes du pied dans la famille des Tellinidae. ibid. 1880. No. 5. p. 193.

—— 3. Les Pori aquiferi et les ouvertures des glandes byssogènes à la surface du pied des Lamellibranches. Lille 1883.

—— 4. Sur l'introduction de l'eau dans le système circulatoire des Lamellibranches et sur l'anatomie du pied des Lucinidae. Lille 1884.

Beneden, P. J. van, 1. Resultats d'un voyage fait sur le bord de la Méditerranée. Comptes rend. I. 1835. p. 230.

—— 2. Über die Circulation bei den niederen Thieren. FRORIEP's N. Not. 1845. No. 727. Compt. rend. T. XX. p. 517.

—— 3. Die Circulation in den niedrig organisirten Thieren. FRORIEP's N. Not. 1846. Nr. 797.

Bergmann, C., und R. Leuckart, Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreiches. Stuttgart 1855.

Bergh, Rud., Bidrag til kundskab om Phyllidierne. En anatomisk Undersøgelse. Naturhist. Tidsskrift (SCHIØDTE). Bd. V. 1868—69.

*Burdach, E., Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Leipzig 1826—40.

Carrière, Just., 1. Die Drüsen im Fuß der Lamellibranchiaten. Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V. 1879. p. 22—30.

Digitized by Google

Carrière, Just., 2. Das Wassergefäßsystem der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Anz. Nr. 90. 1881.
—— 3. Haben die Mollusken ein Wassergefäßsystem? Biol. Centralbl. Jahrg. I. 1881.
—— 4. Erwiederung. Biol. Centralbl. Bd. II. 1882.
—— 5. Die Wasseraufnahme bei Mollusken. Zool. Anz. Nr. 138. 1883.
—— 6. Berichtigung. Zool. Anz. Nr. 149. 1883.
—— 7. Die embryonale Byssusdrüse von *Anodonta*. Zool. Anz. Nr. 158. 1884.
Carus, C. G., Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. II. Th. 1834. p. 556.
Carus, J. V., in Carus u. Gerstäcker, Handbuch der Zoologie. I. Bd. 1868—1875. p. 639, 721.
Cattie, J. Th., Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten. Zool. Anz. 1683. Nr. 151.
Claus, C., Grundzüge der Zoologie. IV. Aufl. II. Bd. p. 12 u. 37.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée. II. éd. (Duvernoy.) T. VII. 1840. p. 376—379.
Delle Chiaje, St., 1. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli. 1823—29.
—— 2. Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore osservati vivi negli anni 1822—30. 1841.
Edwards, H. Milne, 1. Zoologische Forschungen, angestellt auf einer Reise an den sicilianischen Küsten. Froriep's N. Not. 1845. Nr. 733, u. Comptes rend. 1845. T. XX.
—— 2. Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1858. T. III.
*Garner, R., Transact. of the Zool. Soc. London. 1841. p. 213.
Gegenbaur, C., 1. Über einige niedere Seethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854. Bd. V. p. 113.
—— 2. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1855.
—— 3. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1859. p. 352.
—— 4. Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1878. p. 388.
——, A. Kölliker und H. Müller, Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1853. Bd. IV. p. 334.
Griesbach, H., 1. Über den Bau des Bojanus'schen Organes der Teichmuschel. Arch. f. Naturg. 1877. Bd. 43. p. 71—105.
—— 2. Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Biol. Centralbl. 1882. Bd. II. p. 305.
—— 3. Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Biol. Centralbl. 1882. Bd. II. p. 573.
—— 4. Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Nr. 149. 1883.
—— 5. Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
—— 6. Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Nr. 163. 1884.
Grobben, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, so wie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. 1884. Bd. 5. Hft. 2.
Hancock, A., On the Structure and Homologies of the Renal Organ in the Nudibranchiate Mollusca. Trans. Linn. Soc. Vol. XXIV. 1864.

Digitized by Google

Heide, Ant. de, Experimenta circa sanguinis missionem, fibras motrices, urticam marinam etc. Accedunt eiusdem autoris observationes medicae nec non anatome Mytuli. Ed. nova. Amstelodami 1686. p. 30, 35.

Hessling, Th. von, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

Ihering, H. von, 1. Über die Ontogenie von *Cyclas* und die Homologie der Keimblätter der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26. 1876. p. 414.

—— 2. *Thetys*, ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden. Morph. Jahrb. II. Bd. 1876. p. 49—51.

—— 3. Zur Morphologie der Niere der sogenannten »Mollusken«. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. 1877. p. 590—606.

—— 4. Über die Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz. 1878. Nr. 12. p. 274—275.

—— 5. Einiges Neue über Mollusken. Zool. Anz. 1879. p. 136.

*Jacobson, L., Det kongelinge danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. 1828.

Joliet, M. L., Sur les fonctions du sac renal chez les Hétéropodes. Comptes rend. 1883. T. 97. No. 20.

Keber, G. A. F., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. Königsberg 1851.

Kollmann, J., 1. Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiaten, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26. 1876. p. 91—102.

—— 2. Über Verbindung zwischen Coelom und Nephridium. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität Würzburg. Basel 1882. p. 37—48.

—— 3. Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Verh. d. Naturf. Ges. Basel 1883. VII. Th. 2. Hft.

Lacaze-Duthiers, M. H., Note respecting the Circulation of Gasteropodous Mollusca and the supposed Aquiferous Apparatus of the *Lamellibranchiata*. Proceed. Roy. Soc. London. Vol. X. 1860.

Langer, C., Das Gefäßsystem der Teichmuschel. II. Abth. Denkschr. math.-nat. Cl. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. XII. 1856.

Lankester, E. Ray, 1. On some undescribed points in the anatomy of the Limpet (*Patella vulgaris*). Ann. and Mag. Nat. Hist. III. ser. Vol. 20 1867.

—— 2. The supposed taking-in and shedding-out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anz. Nr. 170. 1884.

Leuckart, Rud., 1. Nachträgliche Bemerkungen über den Bau von *Phyllirhoe*. Arch. f. Naturg. 1853. Jahrg. 19.

—— 2. Zoologische Untersuchungen. Heft 3. 1854. p. 56—58.

Leydig, Franz, 1. Über *Paludina vivipara*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 2. 1850. p. 176.

—— 2. Über *Cyclas cornea*. MÜLLER's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855. p. 54—59.

—— 3. Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864. p. 68.

—— 4. Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. m. Anat. Bd. 1. 1865.

—— 5. Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturg. Bd. 42. 1876. p. 211—232, p. 253.

—— 6. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883. p. 76—77. p. 146.

Digitized by Google

Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Bd. V. 1831. p. 126—128 und Bd. VI. 1833. p. 54—77.
*Mery, Academie des sciences. 1710. p. 408.
Müller, H., Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Monatsber. K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin. 1857 (58). p. 180.
Nalepa, Alfr., 1. Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien. I. Abth. April 1883. p. 39—59.
—— 2. Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. ibid. November 1883.
Nüsslin, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift. Tübingen 1879. p. 2—41.
Olivi, Gius., Zoologia adriatica. 1792. p. 247.
Osborn, H. L., The water-pores of the lamellibranch foot. Science. Vol. III. No. 52. 1884.
Osler, E., 1. On burrowing and boring marine animals. Phil. Transact. Roy. Soc. London. 1826. p. 342.
—— 2. Observations on the Anatomy and Habits of Marine Testaceous Mollusca, illustrative of their mode of feeding. ibid. 1832. p. 497.
Poli, J. X., Testacea utriusque Siciliae. 1791. Introductio. p. 42. 52.
Quoy et Gaimard, Voyage de découvertes de l'Astrolabe. Zoologie. 1832. T. II. p. 435.
*Rattray, ..., Transact. Linn. Soc. London. Vol. XVIII, 2. p. 255.
Rengarten, Ludw. v., De anodontae vasorum systemate. Inauguraldiss. Dorpat 1853. p. 49—58.
Rolleston, Geo., and Ch. Robertson, 1. On the Aquiferous and Oviductal System in the Lamellibranchiate Mollusks. Proceed. Roy. Soc. London. Vol. IX. 1859.
—— 2. On the Aquiferous and Oviductal System in Lamellibranchiate Mollusks. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 152. 1862.
Sabatier, A., Anatomie de la moule commune. Ann. des sc. nat. 6. sér. Vol. V. 1877.
Semper, C., 1. Zoologische Aphorismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
—— 2. Einige Bemerkungen über die Nephropneusten v. Ihering's. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1877.
Siebold, C. Th. von, und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. I. Theil. Berlin 1848. p. 279.
Simroth, H., Die Fußdrüsen der *Valvata piscinalis*. Zool. Anz. 1881. p. 527.
*Treviranus, ..., Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bremen 1831. Bd. I. p. 276—281. p. 337.
Trinchese, Salvat., Un nuovo genere della famiglia degli Eolididei. Ann. d. Mus. civ. di Sc. nat. di Genova. Vol. II. 1872. p. 105.
Tullberg, Tycho, Über die Byssus von *Mytilus edulis*. Upsala 1877. p. 3.
Valenciennes, A., Über die Anatomie der Lucinen und Korbmuscheln. Comptes rend. 1845. T. XX. u. Froriep's N. Not. 1845. Nr. 777.
Voit, Carl, Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860. p. 496—497.

Digitized by Google

I.

Die Frage nach der Wasseraufnahme bei den Mollusken ist in der letzten Zeit eine brennende geworden, da sich besonders zwei Ansichten schroff gegenüber stehen, ohne dass in Bälde eine Einigung oder Entscheidung, welche von beiden die richtige ist, von den Vertretern derselben zu erwarten ist. Ein Theil der Forscher, welche sich in der letzten Zeit mit dieser Frage eingehender beschäftigt haben, nimmt an, dass eine directe Wasseraufnahme in den Körper durch eine bestimmte Anzahl makroskopischer Öffnungen an der Fußschneide der Muscheln erfolge, oder lässt dieselbe durch mikroskopische Porencanäle (Intercellulargänge) geschehen. Ein anderer Theil dagegen erklärt die makroskopischen Öffnungen für Mündungen von gegen das Innere des Thieres blindgeschlossenen Drüsen und kann die Intercellulargänge nicht finden, in Folge wovon er sich zum Theil genöthigt sieht, die directe Wasseraufnahme gänzlich in Abrede zu stellen. Durch meine Untersuchungen der Pteropoden, bei denen bekanntlich nach Leuckart und Gegenbaur eine Wasseraufnahme durch die Niere erfolgen soll, habe auch ich Gelegenheit gehabt, dieser Frage näher zu treten und mich mit der einschlägigen Litteratur bekannt zu machen. Bei dem Studium der letzteren konnte ich mich des Eindruckes nicht erwehren, dass fast alle bisher bezüglich dieser Frage angestellten Versuche und Beobachtungen an mehr oder minder großen Fehlerquellen leiden, und dass noch dazu sich einige gegenseitige Missverständnisse eingeschlichen haben, welche zu beseitigen mir zur Lösung der Frage absolut erforderlich schien.

Bezüglich der historischen Einleitung verweise ich auf Carrière (1); das beigegebene Litteraturverzeichnis mag zur Ergänzung und Fortsetzung derselben dienen.

Das durchscheinende Aussehen vieler Schnecken und Muscheln, verbunden mit der Beobachtung, dass diese Thiere bei Reizung oder Verletzung eine wässerige Flüssigkeit oft in solcher Menge abgeben, dass sie das Gewicht des Thieres bedeutend übersteigt, hatten von jeher den Glauben hervorgerufen, dass dieselben zur Schwellung des Körpers oder auch zur Ernährung, zum Schutz der Eingeweide gegen gegenseitigen Druck, zur Veränderung des specifischen Gewichtes und

Digitized by Google

zur Respiration[1] bedeutende Mengen Wasser aufnehmen. Allein Niemand außer Agassiz hat es für nöthig gehalten, einen positiven Beweis dafür zu bringen. Delle Chiaje behauptet freilich (2. III, p. 53), dass ihm unanfechtbare Beweise für die Wasseraufnahme zu Gebote ständen, theilt aber keinen davon mit, und der bloße Anblick der *Tethys* »genügt« keinesfalls zur Überzeugung, dass dieselbe mit Wasser gefüllt sei (1. II, p. 264). Im Gegentheil hatte Keber bestritten, dass die Muscheln zur Locomotion und zur Schwellung einzelner Theile Wasser aufnehmen müssen, da die durch die »Venenschleuse« bewirkte Blutstauung (p. 12) vollkommen hinreichend sei, dem Fuße die zu seinen Bewegungen nöthige Turgescenz zu verleihen. Auch beobachtete dieser Forscher in der That, dass Muscheln, die Tage lang im Trockenen gelegen hatten, ihren Mantelsaum und Fuß, und zwar letzteren sehr weit, hervorstreckten. Carrière hat dieselbe Beobachtung an Muscheln gemacht, die er auf eine feuchte Unterlage gelegt hatte, nachdem er das zwischen den Schalen befindliche Wasser hatte ablaufen lassen, eine Vorsichtsmaßregel, welche Keber verabsäumt hatte. Eins von den von Carrière zum Versuch verwendeten Thiere richtete sich sogar vollständig auf und kroch auf der Unterlage umher. Wahrscheinlich in Folge dieser und ähnlicher Beobachtungen hat man in der letzten Zeit auch die Locomotion und die momentane Aufnahme einer bedeutenden Menge Wasser mehr in den Hintergrund gestellt und desto mehr Gewicht auf die Respiration gelegt, indem man annimmt, dass die Kiemen zur Athmung nicht ausreichen. Mit welchem Rechte dies aber geschieht, kann ich nicht einsehen; es scheint mir vielmehr, dass man zu dieser Annahme sich genöthigt gesehen hat, um für die Wasseraufnahme theoretische Beweise resp. Gründe zu bringen. Gewiss mit viel mehr Recht behauptet Keber (p. 78), dass die Kiemen zur Athmung vollständig genügen, da ja die Muscheln und Schnecken, namentlich aber die ersteren, meistentheils ein sehr träges Leben führen, und die Fähigkeit, lange Zeit des Wassers und der Athmung entbehren zu können, zu deutlich für ein nur sehr geringes Sauerstoffbedürfnis spricht. Es ist auch nicht einzusehen, warum z. B. die

[1] Die Annahme v. Ihering's (1, p. 50), dass die Mollusken Wasser zur Verdünnung des Blutes aufnehmen, scheint mir sehr sonderbar. Wenn man die Menge Wasser, welche den Darmcanal der Muscheln und vieler Schnecken passirt, in Erwägung zieht, sollte man viel eher nach einem Organe suchen, welches das überflüssige Wasser dem Blute entzieht und als welches man jetzt fast allgemein die Niere und auch den Herzbeutel ansieht. Wahrscheinlich ist auch die von Grobben so genannte Pericardialdrüse in hervorragendem Maße daran betheiligt.

Digitized by Google

Muscheln, wenn die bereits vorhandenen vier Kiemen und die Manteloberfläche nicht zur Respiration genügten, sich phylogenetisch nicht noch ein weiteres Kiemenpaar erworben oder die bereits vorhandenen vergrößert hätten, anstatt ein complicirtes Wassersystem sich anzueignen.

Einen stichhaltigeren Grund für die Wasseraufnahme führt v. Rengarten an, indem er (p. 50) sagt, man müsse den Muscheln eine »ins Ungeheure gehende Reproductionskraft« zuschreiben, wenn sie in so erstaunlich kurzer Zeit, mitunter in einer halben Stunde, das zwei- oder dreifache Körpergewicht an Blut produciren könnten. Allein wenn man bedenkt, welche ungeheure Mengen von Wasser eine Muschel durchströmen müssen, um ihr die nöthige Nahrung und eine genügende Menge Kalk zuzuführen, so kann man sich durch Osmose durch die Darmwandung den schnellen Ersatz der verlorenen Flüssigkeit einigermaßen erklären.

Thatsächliche Beobachtungen einer directen Wasseraufnahme sind sehr wenig gebracht worden, die meisten Untersucher erschlossen dieselbe eben nur aus dem Aussehen der Thiere und der Wasserabgabe, ohne Experimente anzustellen. Sabatier setzte *Mytilus* in ein Gefäß, welches nur so viel Wasser enthielt, dass die das Thier tragende Schalenhälfte nicht überschritten wurde, und bemerkte dann, dass das Thier den Fuß hervorstreckte, in das Wasser tauchte und durch von unten nach oben gehende wurmförmige Bewegungen Wasser aufsaugte. Diese Behauptung entbehrt aber jeglichen Haltes, da die Thiere auch außer dem Wasser eine gleiche Bewegung machen und zwar nicht nur *Mytilus* allein, sondern alle anderen Muscheln, wenn sie sich aus einer nicht zusagenden Lage befreien wollen. Es ist dies dieselbe Bewegung, mit welcher sie ihren Fuß in Schlamm, Sand und Ritzen einbohren, um den Körper darauf nachzuziehen. Aus den sogenannten Selbstinjectionen, welche Griesbach (5. p. 29) erzielt hat, lässt sich auch nicht eine directe Wasseraufnahme folgern, da einmal eine Anwendung von tingirenden Anilinfarben kein sicheres Resultat liefern, andrerseits aber die Öffnungen, durch welche die Silberlösung Eingang fand, keine natürlichen Wasserporen, sondern bei den Contractionen entstandene Risse sein konnten, welche natürlich ein Eindringen der Lösung, besonders bei Bewegungen des Fußes, gestatteten. Das Eindringen von pulverförmigen Substanzen, welches Griesbach früher beobachtet zu haben glaubte, kam ihm später selbst wieder wegen der wiederholten negativen Versuche zweifelhaft vor (5. p. 31). Agassiz glaubt zwei Beweise für die Wasseraufnahme zu bringen. Einmal konnte er in dem

Digitized by Google

Rückstande von eingetrocknetem Blute Salzkrystalle nachweisen und das andere Mal bemerkte er, dass der Wasserstand in einem Gefäße durch das Ausstrecken und Einziehen der hineingegebenen *Natica heros* und anderer Mollusken nicht geändert wurde (p. 178 u. 179). Der erste von diesen sogenannten Beweisen kann aber durchaus nicht als solcher gelten, denn wenn schon in dem Serum der in der Luft lebenden Säugethiere eine nicht geringe Menge Chlornatrium enthalten ist, ohne dass dieselben salzige Flüssigkeiten direct in das Blut aufnehmen, so darf man doch erwarten, dass in dem Blute der Bewohner der »Salzfluth« um so mehr dieses Salzes enthalten sein wird. Der zweite Beweis hingegen würde überzeugend sein, wenn AGASSIZ seine Versuche in etwas accuraterer Form angestellt, nämlich die Schalenhöhle und die etwa durch die Temperatur hervorgerufene Änderung in dem Wasserstande, die gerade bei feineren Röhren zu argen Täuschungen Veranlassung geben kann, berücksichtigt und, um jeden Irrthum zu vermeiden, bei großen Thieren feine gradnirte Röhren angewendet hätte. So lange dieser AGASSIZ'sche Versuch nicht mit den nöthigen Vorsichtsmaßregeln wiederholt worden war, konnte auch die Aufnahme von Wasser behufs Schwellung noch nicht für erwiesen gelten.

Die Aufnahme von geringen Wassermengen durch den Mund und durch die Haut vermittels Osmose kann natürlich nicht in Abrede gestellt werden, aber um sie handelt es sich hier auch nicht, sondern nur um eine momentane directe Aufnahme einer bedeutenden Menge Wasser in bestimmte Höhlungen, resp. in das Blutgefäßsystem.

Über den Ort, an welchem das Wasser aufgenommen werden soll, gehen die Meinungen sehr aus einander. MERY ist der Ansicht, dass das Wasser vom Munde aus vermittels eines Canales direct in das Herz gelange und so in das Blut, welches jeglicher anderen begrenzten Bahnen entbehre, übergeführt werde. Eine ähnliche Einführung von Wasser scheint AGASSIZ, außer derjenigen am Fuße, anzunehmen, wenn er hervorhebt, dass es ihm durch Injectionen vom Mund und After aus gelungen sei, eine directe Verbindung zwischen dem Verdauungssystem und Circulationssystem nachzuweisen (p. 179), ein Irrthum, der nur durch Zerreißung der Wandungen des Darmtractus hervorgerufen worden sein kann und der zugleich ein Beweis dafür ist, wie wenig man sich auf Injectionen verlassen darf. POLI lässt (Introd. p. 42 u. 52) die Wasseraufnahme durch die an der Spitze geöffneten Tentakel des Mantelrandes und des oberen Sipho erfolgen, weil er bemerkte, dass aus denselben »nach einer groben Verletzung« eine große Menge Wasser abfloss und Quecksilber bei der Injection heraustropfte.

Digitized by Google

Delle Chiaje widersprach dieser Ansicht (2. III, p. 48) und v. Siebold (p. 279) und Meckel (VI, p. 62) haben vergeblich nach diesen Öffnungen gesucht. Olivi glaubte, dass viele Mollusken, eben so wie viele Zoophyten, eines Magens und eines regulären Mundes entbehrten, dafür aber durch zahlreiche Öffnungen auf ihrer ganzen Oberfläche mit dem Wasser zugleich die Nahrung aufnähmen (p. 247).

Während die eben citirten Anschauungen von anderen Forschern nicht getheilt wurden, eröffnete Delle Chiaje die Reihe einer großen Anzahl von solchen, welche ganz bestimmte Öffnungen an verschiedenen Theilen des Körpers für die Aufnahme von Wasser bestimmt halten, und legte so den Grund zu dem bis jetzt noch ungeschlichteten Streite. Beim Durchlesen der beiden Werke Delle Chiaje's habe ich mich aber des Urtheils nicht erwehren können, dass er alle Öffnungen am Körper der Mollusken, für welche er keine andere Bedeutung finden konnte, für zur Wasseraufnahme resp. Wasserabgabe bestimmt hielt und mit dem Namen »Wasserporen« bezeichnete. Nur bei dieser Unklarheit konnte es kommen, dass die Angaben im Text nicht mit seiner Zusammenfassung übereinstimmen, dass diese Poren an ganz grundverschiedene Stellen zu liegen kamen und dass ganz nahe verwandte Thiere sich bezüglich derselben so verschieden verhalten sollten. In seiner Zusammenstellung (1. II, p. 274) sagt er: »Das Wassersystem offenbart sich (appalesa) bei den Mollusken:

1. Mit Hilfe einer besonderen Öffnung, die entweder neben dem Intestinum rectum (*Buccinium galea*, *Turbo rugosus*, *T. calcar*, *Trochus tessulatus*, *T. tessellatus*) oder unter der Oberfläche des Fußes liegt (*Buccinium mutabile*, *Murex syracusanus*, *M. pusio*).

2. Mittels zahlreicher Öffnungen im Umkreise des Fußes, die entweder leicht sichtbar (*Nerita carena*, *N. glaucina*) oder verborgen sind (verschiedene Arten von *Murex* und *Buccinium*).

3. Durch eine besondere Öffnung neben dem After (*Aplysia*, *Doris* etc.).

4. Durch zahlreiche Serien am Halstheil des Fußes (*Patellae*[1]) oder auf dem Rücken (*Tethys fimbria*).«

Nach einer anderen Stelle (1. II, p. 264) finden sich bei den Doriden noch verschiedene mehr oder minder weite Öffnungen an den Seiten des Fußes, »durch dessen Rand das Wasser eintritt, und vielleicht auch durch den neben dem Anus gelegenen Canal«. Bei *Tethys*

[1] Meckel hat also Unrecht, wenn er von Delle Chiaje sagt, dass er bei *Patella* eine kreisförmige Öffnung annehme (VI, p. 71).

Digitized by Google

findet die Wasseraufnahme ebenfalls durch den Fußrand statt, »dasselbe kann aber auch durch jede Öffnung der kreisförmigen, hinter jeder kleinen und vor der großen Kieme gelegenen Stigmen (die Abreißungsstellen der bekannten Körperanhänge) eintreten«. Bei *Aplysia* Delle Chiaje hat er nicht finden können, wo das Wasser eintritt (1. I, p. 46), bei *Aplysia depilans*, *A. napolitana*, *A. Poli* etc. sollen sich die zur Wasseraufnahme bestimmten Öffnungen im Umkreis des Fußes finden, während nach obiger Tabelle die einzige Öffnung sich auf dem Rücken befindet. Wenn wir von den Öffnungen absehen, die man bereits als einer anderen Function dienend erkannt hat, oder die durch Rupturen oder Abfallen von Körpertheilen (*Tethys*) verursacht werden, so kommen vorzüglich jene in Betracht, welche sich am Fuße, sei es an seinem Rande oder unter ihm befinden. Während sich die Angaben in Delle Chiaje's erstem Werke fast nur auf Cephalophoren beziehen, finden sich in der zweiten Schrift auch solche über Acephalen, unter denen *Solen* (*Solecurtus*) *strigilatus* an der Spitze des Fußes eine große und hinter ihm auf dem erhabenen Rande noch 10 fernere, aber kleinere Öffnungen besitzen soll (2. III, p. 61). Diese Wasserporen am Fußrande bilden noch heute den Kernpunkt des Streites, indem sie von vielen anderen Forschern ebenfalls gesehen und als zur Wasseraufnahme gehörig betrachtet werden (v. Baer, Quoy und Gaimard, Carus, Garner, Burdach, Valenciennes, v. Beneden 1845, v. Rengarten, Agassiz, [Milne Edwards 1858], v. Hessling, Kollmann, Sabatier, Griesbah), von anderen dagegen nicht gefunden und für Risse erklärt werden (Meckel[1], Milne Edwards 1845, v. Beneden 1846, Kollmann [bei Aplysien], v. Siebold [nimmt das Wassergefäßsystem an, kann aber die beschriebenen Öffnungen nicht finden], Keber, Langer, Rolleston und Robertson, Cattie, Lankester), während Carrière und Barrois[2] zwar Öffnungen finden, aber behaupten,

---

[1] Meckel widerspricht sich selbst, wenn er auf p. 54 sagt, dass ihm dieses (nämlich Wassergefäßsystem) eine Vereinigung von Respirationssystem, Gefäßsystem und Digestionsapparat zu sein scheint, ferner auf p. 62 es wahrscheinlich findet, dass das durch die Siphonalcirren aus- und eintretende Wasser mit der Respiration in Beziehung stehe, und die von Poli beschriebenen Canäle in der Siphonalwand eben so gut für Einsaugungswege behufs der Ernährung .... hält, auf p. 72 aber sich gegen die Existenz eines Wassergefäßsystems ausspricht.

[2] Barrois hat sowohl Agassiz als Leydig völlig missverstanden. Von Ersterem sagt er (3. p. 14): »En effet Agassiz n'a observé chez *Mactra solidissima* qu'une seule ouverture, située environ vers le milieu du record inférieur du pied,« während Agassiz sich wörtlich so ausdrückt: »Sie (die Poren) sind regel-

Digitized by Google

dieselben führten in Drüsen, welche nach der Leibeshöhle, resp. dem Blutgefäßsystem geschlossen seien, wovon sie sich durch Serienschnitte überzeugt haben. Von Seiten derjenigen Forscher, welche diese Öffnungen beobachtet haben, wird zur Erläuterung dieses Widerspruches angeführt, dass sie sehr schwer und nur unter gewissen Umständen zu sehen seien, und auch nur so ist es zu erklären, dass die Angaben bezüglich der Anzahl der Wasserporen nicht immer übereinstimmen. v. Baer (1. p. 5) fand anfänglich bei *Anodonta* und *Unio* drei Öffnungen, später 8—10 (2. p. 597), v. Rengarten konnte am vorderen Theil des Fußes von *Anodonta* keine Pori aquiferi bemerken, am hinteren Theile des Fußes jedoch sah er drei Gruppen, von denen jede aus vier feinen, siebartigen Öffnungen zusammengesetzt war; v. Hessling fand bei der Perlmuschel in der Mitte des unteren Fußrandes eine schlitzförmige Öffnung von 1—4 mm Länge, während Griesbach drei beschreibt, von denen die erste eine Länge von 1 mm, die zweite von 3 mm, die dritte von 2 mm besitzt. Kollmann erwähnt von *Anodonta* 6—8 feine, kaum 1 mm lange Öffnungen und von *Unio* nur eine. Bei *Mactra* bezeichnet Agassiz Öffnungen, welche in schiefen Reihen zu beiden Seiten des Fußes liegen, als Wasserporen. Bezüglich der Schnecken herrscht, von Delle Chiaje abgesehen, eine größere Übereinstimmung, indem gemeiniglich der eine Wasserporus als unter dem Fuße gelegen beschrieben wird.

Wenn sich bei den Lamellibranchiaten sowohl, als auch bei den Gastropoden ein Wassergefäßsystem oder auch nur eine Wasseraufnahme in das Blut findet, so darf man wohl annehmen, dass in Bezug darauf jede dieser beiden Gruppen für sich einen gemeinsamen

---

mäßiger in schiefen Reihen zu beiden Seiten des Fußes an seiner unteren Hälfte geordnet; nach innen vereinigen sie sich zu immer weiteren Canälen und bilden im oberen Theile des Fußes eine geräumige Höhle.« Leydig beschreibt die Porencanäle von *Cyclas cornea* folgendermaßen: »Hat die Muschel den Fuß bestmöglichst ausgestreckt, so fixire man den Rand desselben, man wird da erkennen, dass zweierlei Wimperhärchen schlagen, feinere und von Stelle zu Stelle ein Büschel längere; die Wimperzellen bilden einen fein granulirten, ziemlich dicken Saum. Wendet man diesem seine Aufmerksamkeit zu, so markiren sich klar und deutlich in ihm helle Canäle von ungefähr 0,008″ Durchmesser, einfach oder verzweigt. Die äußere Mündung ist zwischen den Wimperhärchen angebracht, die innere geht in das Lacunennetz über« etc. (2. p. 54). Barrois aber sagt bezüglich der Leydig'schen Entdeckung: »Chez le *Cyclas cornea* Leydig a décrit à la partie posterieure du pied un canal cilié destiné à permettre le melange de l'eau et du sang« (3. p. 15). Vielleicht wäre dieses Missverständnis vermieden worden, wenn Leydig für die mikroskopischen Hautporen nicht den bereits für makroskopische Öffnungen vergebenen Namen Pori aquiferi angewendet hätte.

Digitized by Google

Plan aufweisen wird und dass kleinere Gruppen, sicher aber Genera, auch bezüglich der Anzahl der Öffnungen übereinstimmen werden.

Wenn also an und für sich die Meinungsverschiedenheit über die Anzahl und Größe der Öffnungen den Gedanken aufkommen lässt, die vermeintlichen Wasserporen seien nichts als Spalten und Risse, hervorgerufen durch die auf die Reizung oder Beunruhigung erfolgte Contraction, so findet derselbe noch eine Stütze in dem Umstande, dass sowohl v. BAER (1. p. 5) als GRIESBACH (5. p. 27) erwähnen, das Wasser spritze bald aus jenen, bald aus diesen Öffnungen, fast nie aber aus allen zugleich; und wenn nun v. HESSLING die 5 oder 6 kleinen Strahlen, welche außer den erwähnten constanten Strahlen nicht regelmäßig an der Fußschneide herausspritzen, auf Zerreißungen (p. 238) zurückführt, so könnte man dasselbe auch mit den anderen Strahlen thun. Aber selbst wenn die Wasserstrahlen stets an demselben Orte zum Vorschein kämen, so wäre das, wie KEBER (p. 54) richtig bemerkt, noch kein Beweis dafür, dass an diesen Orten sich natürliche Öffnungen befinden, denn da die schwächsten, der Berstung am meisten ausgesetzten Stellen sich bei allen Thieren derselben Species (auch wohl Gattung) immer an derselben Stelle finden werden, so müssen Rissstellen auch immer an demselben Orte auftreten.

Als Beweis für das wirkliche Vorhandensein der Öffnungen am Fuß der Lamellibranchiaten werden die Injectionen angesehen, bei welchen die in das Gefäßsystem oder in die Leibeshöhle injicirte Masse aus den Fußporen herausdrang; allein diesen positiven Resultaten stehen eben so viele negative gegenüber, und ich stimme GRIESBACH bei, dass man wegen der nur zu leicht eintretenden Zerreißungen auf Injectionen bei den Mollusken nicht allzuviel Gewicht legen darf. Am allerwenigsten sollte man aber wie v. HESSLING Thiere benutzen (p. 240), die »nach ihrem Absterben« noch zwei Tage in frischem Wasser gelegen haben. Ist es doch nur auf diese trügerischen Injectionen zurückzuführen, dass die Frage nach dem Geschlossensein des Gefäßsystems eben so wie diejenige nach der Wasseraufnahme bis heute nicht entschieden ist.

Die Selbstinjectionen, welche GRIESBACH bei *Anodonta* und *Dreissena* bewerkstelligt hat, schließen allerdings manuelle Eingriffe und dadurch hervorgerufene Täuschungen aus, sind aber auch nicht im Stande, eine Wasseraufnahme durch die fraglichen Öffnungen zu beweisen. Vor allen Dingen müssen, wie bereits erwähnt, tingirende Farbstoffe von dergleichen Versuchen ganz und gar ausgeschlossen werden, dann aber lässt auch das Eindringen von Lösungen und Injec-

Digitized by Google

tionsmassen in die Öffnungen noch eine andere Erklärung zu als diejenige, welche GRIESBACH giebt. Bei der Gefangennahme oder bei dem Transport aus einem Gefäß in das andere contrahiren sich die Muscheln heftig und eine Zerreißung an den betreffenden Stellen ist sehr leicht möglich. Werden nun die Muscheln sich selbst überlassen, so strecken sie den Fuß wieder hervor, an dessen Rande natürlich nun bei Erschlaffung der Muskulatur sich die Rissstelle öffnet und sowohl Flüssigkeiten als auch eventuell festeren Partikelchen Einlass und Austritt gewährt. Außer den negativen Resultaten, welche CATTIE mit denselben Versuchen der Selbstinjection erhalten hat, sprechen die Aussagen CARRIÈRE's und BARROIS' gegen das Vorhandensein dieser Öffnungen im normalen Zustande. Denn es ist in der That wohl ein Ding der Unmöglichkeit, dass Öffnungen von 3—4 mm Länge auf Schnitten nicht zu finden sein sollten, auch wenn ihre Ränder sich dicht an einander gelegt hätten.

Man sollte zu solchen Injectionsversuchen nur Thiere benutzen, denen man Zeit gegönnt hat, die Rissstellen zu heilen, die also längere Zeit in der Gefangenschaft gelebt haben. Ob solche Risse freilich überhaupt heilen, ist nicht gut zu sagen, und vielleicht ist es auf derartige Verletzungen zurückzuführen, dass Muscheln, welche nach einiger Zeit wieder in die »Heimat« zurückgetragen werden, sich doch nicht wieder erholen (vgl. GRIESBACH 2. p. 307).

Aber auch eine Betrachtung des Schnittes selbst, welchen GRIESBACH (5. Taf. 1 Fig. 5) gegeben hat, ist nicht geeignet, die in Frage stehende Öffnung als natürlichen Wasserporus zu nehmen. Wäre wirklich ein Wasserporus von dieser Größe vorhanden, so wäre es doch sehr merkwürdig, dass in dem Lacunensystem des Fußes nicht mehr Schmarotzer und Fremdkörper angetroffen werden, und zwar nicht bloß einige Diatomeen, welche GRIESBACH im Herzblut gefunden hat (5. p. 37), sondern auch größere Schmarotzer, wie solches von KEBER (p. 19) und ROLLESTON und ROBERTSON (2. p. 33) für den Herzbeutel und von ROLLESTON und ROBERTSON auch für Ausführgänge der Geschlechtsproducte angegeben wird (1. p. 633). Die von LANGER im rothbraunen Organ und in der Substanz des Mantels gefundene *Hydrachnes*-Brut kann nicht als durch die Wassereinführung dorthin gebracht angesehen werden, da LANGER selbst die Vermuthung ausspricht, sie möge durch äußere Eingriffe an die betreffende Stelle gelangt sein, weil der Mantel an dieser Stelle ein narbiges Aussehen hatte (p. 23). Die von GRIESBACH im Blut und in dem einen FLEMMING'schen Präparate gefundenen Diatomeen können ihrer geringen Anzahl wegen nicht weiter in

Digitized by Google

Betracht kommen, da die ersten bei der Gewinnung des Herzblutes durch das Instrument von der Außenfläche des Thieres in das Blut gelangt sein können und die eine Diatomee auf dem Präparate durch das Messer von der Oberfläche des Thieres so auf den Schnitt geführt worden sein kann, dass sie auf eine Schleimzelle zu liegen kam. Derartige Vorgänge kann man beim Herstellen der Präparate nur zu oft wahrnehmen, als dass diese Deutung etwas Gezwungenes haben könnte. Das Vorkommen der Parasiten im Herzbeutel und den Ausführungswegen der Geschlechtsproducte ist natürlich, weil diese Orte durch eine Öffnung in Communication mit der Außenwelt stehen. Wenn nun aber die Schmarotzer sich durch die Wimperhaare im BOJANUS'schen Organ nicht haben zurückhalten lassen, dürften wohl auch die Wimpern an den Pori aquiferi nicht im Stande sein, dieselben an dem Eindringen zu verhindern. Das Schlagen der Wimpern an dieser Stelle soll, wie GRIESBACH annimmt, sicher dazu dienen, fremde Substanzen am Eindringen abzuhalten (5. p. 37), wie ist es aber dann möglich, dass Spuren von Magnesia usta eindringen? (5. p. 32). Eine Zurückhaltung der Fremdkörper ist doch nur so denkbar, dass die Flimmerhaare nach außen schlagen; wie aber in diesem Falle ein in das Innere dringender Wasserstrom hervorgebracht werden soll, ist mir nicht verständlich. Wäre wirklich ein Wasserporus in dieser Größe vorhanden, so würden ferner nicht nur in das Blut allerhand Fremdkörper dringen können, sondern dasselbe würde auch bei den behufs der Locomotion angestellten Contractionen geringeren Grades in größeren Quantitäten nach außen abfließen und durch eine entsprechende Wassermenge ersetzt werden, eine Blutvergeudung, deren Annahme mir doch bedenklich erscheint. Einen starken Schließapparat, welcher nothwendig wäre, um diese unnütze Blutverschwendung zu verhindern und überhaupt eine durch die Translocation der im Fuße enthaltenen Flüssigkeit bewerkstelligte Locomotion zu ermöglichen, lässt aber die GRIESBACH'sche Beschreibung vollständig vermissen. So lange also GRIESBACH an dem vermeintlichen Wasserporus nicht einen Seiheapparat, einen Schließmuskel und eine Vorrichtung nachweist, durch welche das Wasser in das Innere befördert wird, kann ich mich eben so wenig wie CARRIÈRE dazu entschließen, die erwähnte Öffnung für einen natürlichen Wasserporus zu halten.

KOLLMANN sucht die beiden widersprechenden Ansichten von CARRIÈRE und GRIESBACH einander dadurch etwas näher zu bringen, dass er (8. p. 5) sagt: »Eine erneute Prüfung des Gegenstandes ergiebt nun, dass beide Einrichtungen, Drüsen und Drüsenausführungsgänge und

Digitized by Google

Pori aquiferi vorhanden sein können. Bisweilen sind sie an derselben Stelle und zwar derart angebracht, dass die Drüsencanäle in das Wasserrohr münden, *Unio margaritifera* etc.« Hierin finde ich aber nur einen Beweis dafür, dass die in Rede stehende Öffnung nicht dazu dienen kann, Wasser in das Blut zu führen. Die an dem Fuß beschriebenen Drüsen haben doch ohne Zweifel die Aufgabe, nach außen ein Secret abzuscheiden, dieses Secret würde aber anstatt nach außen durch den Wasserstrom wieder in das Blut gelangen, so dass die Existenz und Function der betreffenden Drüse vollständig überflüssig und nutzlos wäre, wenn KOLLMANN nicht etwa annimmt, dass Ausscheidung und Wasseraufnahme zu getrennten Zeiten stattfinde, wofür aber erst Beweise gebracht werden müssten.

Als einen anderen zur Aufnahme von Wasser in das Blut dienenden Ort bezeichnete man früher vielfach auch das BOJANUS'sche Organ, die Niere, sei es nun, dass sie das Wasser direct mit dem Blute in Berührung bringen sollte (LEYDIG, NÜSSLIN) oder dass sie vermittels des Herzbeutels und eventuell des rothbraunen Organes eine Mischung herstellte. Freilich hat man sich sowohl aus physiologischen, wie aus anatomischen Gründen immer mehr von dieser Annahme abgewendet, allein ganz und gar beseitigt ist dieselbe auch jetzt noch nicht. Für die Aufnahme von Wasser durch die Niere traten ein: v. BENEDEN 1845, LEYDIG 1850, v. RENGARTEN, GEGENBAUR, H. MÜLLER 1852, LEUCKART, LANGER, ROLLESTON und ROBERTSON, (TRINCHESE?), v. HESSLING, SEMPER, CARUS und GERSTÄCKER, v. IHERING 1876, während KEBER, H. MÜLLER 1857, HANCOCK 1862, BERGH, KOLLMANN, v. IHERING 1877, SABATIER, GRIESBACH[1], CARRIÈRE, JOLIET, (NALEPA?), GROBBEN und LANKESTER sich gegen dieselbe aussprachen.

---

[1] Es ist mir nicht recht klar geworden, wie sich GRIESBACH, im Gegensatz zu der Wasseraufnahme durch das BOJANUS'sche Organ, dieselbe durch das rothbraune Organ vorstellt, wenn er (1. p. 87) sagt: »Wenn nun LANGER's Angabe richtig ist, nach der das Innere des rothbraunen Manteltheiles mit dem umgebenden Medium communicirt, so dürfte es kaum zweifelhaft sein, dass Wasser und Blut in demselben sich mischen, also schon in dem Herzen und dessen Atrien eine gemischte Flüssigkeit enthalten ist.« Es ist aber ganz deutlich aus der Beschreibung LANGER's (p. 8 u. 9) zu ersehen, dass er nur einen Weg für die Wasseraufnahme und zwar denjenigen durch das BOJANUS'sche Organ annimmt, wie er es noch einmal am Schluss seiner Abhandlung wiederholt: »Die Wasseraufnahme in das Blut findet statt. Der BOJANUS'sche Schlauch vermittelt dessen Übergang bis in den Pericardialraum, aus welchem es durch Öffnungen, die seitlich vom Mastdarme liegen — also die des rothbraunen Organes in den Herzbeutel —, in das

Digitized by Google

Die physiologischen Bedenken, welche sich gegen eine Wasseraufnahme durch die Niere erheben, sind dieselben, welche bereits gegen diejenige durch die Wasserporen geltend gemacht wurden für den Fall, dass sich Drüsen in den von ihnen ausgehenden Canal öffnen. Die Niere — an der Nierennatur des BOJANUS'schen Organes und des »birnförmigen Sackes« bei vielen Cephalophoren zu zweifeln, ist wohl kaum mehr erlaubt — hat die Aufgabe, aus dem Blute die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte in Gemeinschaft mit dem überflüssigen Wasser nach außen zu befördern. Wenn nun also die Niere dem Blute Wasser von außen zuführte, so würde sie die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte auch wieder in den Organismus zurückführen und letzterer müsste dann mit der Zeit so damit überladen werden, dass eine bedenkliche Störung in demselben nicht ausbleiben könnte; die Annahme aber, dass die abgeschiedenen Zersetzungsproducte vor der Aufnahme von Wasser nach außen geschafft würden, da sie ja bekanntlich schwerer als letzteres sind, scheint mir gezwungen und unbegründet (GRIESBACH 1. p. 102). SEMPER will freilich die Wiedereinführung der Harnproducte bei *Pinna* gesehen haben (?!). Mit diesen physiologischen Bedenken harmoniren nun aber nicht allein die meisten Injectionen, sondern auch die anatomischen Befunde, da nicht nur Klappenvorrichtungen (HANCOCK und Andere) aufgefunden worden sind, welche eine von außen durch die Niere nach dem Herzbeutel gerichtete Strömung unmöglich machen, sondern auch die Flimmercilien in dem Verbindungsstück zwischen Herzbeutel und Niere an ihrer Schlagrichtung erkennen lassen, dass die Strömung von dem Herzbeutel durch die Niere nach außen geht.

Ein Punkt, auf den man immer und immer wieder zurückkommt, sind die Untersuchungen von LEUCKART, H. MÜLLER und GEGENBAUR an *Phyllirhoe*, Heteropoden und Pteropoden, bei welchen eine directe Aufnahme von Wasser durch die Niere stattfinden soll. Dieses Wasser sollte dann in den Herzbeutel und von ihm durch Substanzlücken in dem Vorhof in das Centralorgan des Blutgefäßsystemes gelangen und so mit dem Blute den Körper durchkreisen. Aber bereits H. MÜLLER hatte 1857 den Irrthum bezüglich des letzteren Punktes berichtigt, indem er deutlich beobachtete, dass der Pericardialraum vollständig geschlossen sei, keine Blutkörperchen enthalte, und dass der Vorhof von nirgends anders her Blut aufnehmen könne, als aus der von ihm

Schwellgewebe des Mantels und in die Vorkammern des Herzens gebracht werden kann« (p. 29).

Digitized by Google

beschriebenen Kiemenvene. Er schlägt desshalb vor, den unpassenden Namen Pericardialsinus mit dem Namen Pericardium zu vertauschen. In gleicher Weise beobachtet v. IHERING (2. p. 599) das vollständige Geschlossensein des Vorhofes und des Pericardiums. Ich kann die Angaben H. MÜLLER's und v. IHERING's bezüglich des Centralorganes und Pericardiums nach Beobachtungen an frischen Thieren und Untersuchungen an Schnitten vollkommen bestätigen. In letzterer Zeit hat aber auch JOLIET eine Reihe von Experimenten angestellt, welche die Annahme von der Wasseraufnahme durch den Herzbeutel vollkommen zu beseitigen im Stande sind (p. 1079). Er beobachtete an *Phyllirhoe*, dass der Nierensack bei geschlossener äußerer Öffnung vom Herzbeutel aus durch den Schlag der Cilien sich mit Flüssigkeit füllte, dann die äußere Öffnung herstellte und durch Contraction seinen Inhalt nach außen entleerte, sich dann ohne Wasser aufzunehmen schloss und dasselbe Spiel wiederholte. Bei den Heteropoden konnte er deutlich sehen, dass von der Niere bei der Diastole Wasser und die ihm beigemengte chinesische Tusche zwar aufgenommen, bei der Systole aber wieder ausgestoßen wurde, ohne dass etwas davon in den Herzbeutel gelangt war, da eine Klappe das Eindringen in denselben verhinderte. Darauf injicirte er den Nierensack mit chinesischer Tusche und beobachtete, dass nach 5 oder 6 Contractionen das Organ wieder vollständig ausgewaschen war. Dann injicirte er dieselbe Farbe mit einem solchen Drucke, dass die Klappe zwischen Herzbeutel und Niere überwältigt wurde, ersterer sich füllte und die Flüssigkeit — vermuthlich nach Ruptur des Herzbeutels — sogar in die visceralen Lacunen drang. Als nach einiger Zeit das Herz seine Thätigkeit wieder begann, sah er bei jeder Diastole der Niere einen Strom Farbe vom Herzbeutel aus in erstere eindringen. Mit dem Verschwinden der Farbe aus dem Herzbeutel wurde auch das Herz wieder sichtbar und zeigte sich mit vollkommen klarer Flüssigkeit gefüllt, so dass also von einer Durchbrechung der Vorhofswände nicht die Rede sein kann. Vor dem Erscheinen der Beobachtungen JOLIET's habe ich ganz ähnliche an Pteropoden und Heteropoden angestellt. Eine blaue Flüssigkeit, in die Niere von *Pterotrachea* injicirt, wurde in kurzer Zeit nach außen befördert, ohne dass eine Spur in den Herzbeutel drang. Bei *Atlanta* habe ich wiederholt Carminkörnchen in die Niere einschlüpfen, alsbald aber wieder herausstrudeln sehen. Dasselbe beobachtete ich bei *Hyalaea complanata*[1]. GEGENBAUR ist im Irrthum, wenn er bei *Hyalaea*, *Cleo-*

[1] Die Niere ist weder bei *Hyalaea* noch bei *Creseis* von spongiöser Natur, wie GEGENBAUR (2. p. 51) beschreibt, sondern nur ein einfacher, hohler, mit Epithel

Digitized by Google

dora und *Creseis* die Cilien als nach dem Pericardialraum gerichtet angiebt[1]. Diese nehmen vielmehr, wie bereits v. IHERING (3. p. 600) bemerkt, in dem flaschenhalsähnlichen Verbindungsstück zwischen Herzbeutel und Niere eine nach dieser gerichtete Stellung ein, was besonders bei *Creseis* mit der größten Deutlichkeit zumal an jugendlichen Exemplaren zu sehen ist, bei welchen die Cilien manchmal halb so lang wie der ganze Nierensack sind. Sie können sich in dem engen Halse wegen ihrer Länge nicht aufrichten, schlagen also nicht, wie die Cilien auf einem freien Epithel, sondern machen flammende, flackernde Bewegungen, wie es LEYDIG sehr treffend bei den Schleifencanälen von *Lumbricus* bezeichnet (6. p. 128). An der äußeren Mündung befinden sich ebenfalls nach außen schlagende Wimperhaare, welche eine strudelartige Bewegung hervorrufen und so jeden bei der Diastole eingedrungenen Fremdkörper sofort wieder nach außen schaffen. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Cymbulia* und *Tiedemannia*. Bei *Creseis* finden sich die Flimmerhaare der äußeren Mündung nicht in dieser selbst, sondern außen davor angebracht und stehen meist in zwei Büscheln geordnet. Ihre Schlagrichtung ist gegen die Mantelhöhlendrüse[2], also von der Niere weg nach der Öffnung der Mantelhöhle zu gerichtet.

---

ausgekleideter Sack, so dass also die für diese Gruppe von GEGENBAUR angegebene zweifache Bildung der Niere hinfällt.

[1] In einem ähnlichen Irrthum bezüglich der Flimmerung befindet sich GEGENBAUR betreffs des Enddarmes, in welchem die Cilien nach seinen Angaben (2. p. 9) vom After aus durch den Darm gegen den Magen zurückschlagen sollen. Dieses »sehr auffallende Phänomen« lässt sich leicht als eine Täuschung erkennen, wenn man kleine, den Enddarm passirende Koththeilchen beobachtet oder wenn man die Thiere so lange unter dem Mikroskope behält, bis sie anfangen abzusterben. Dann verlangsamt sich die Bewegung der Flimmerhaare und man erkennt, dass sie heftiger und schneller nach der Afteröffnung hin schlagen. GEGENBAUR ist vielleicht durch die nach dem Magen zu verlaufenden Wellenlinien der Flimmerbekleidung des Enddarmes getäuscht worden. Ganz ähnliche Wellenlinien markiren sich an der Flimmerung der Mantelhöhlendrüse, man sieht aber häufig kleine Fremdkörper mit einer ungeheuren Schnelligkeit nach der entgegengesetzten Seite fortgetrieben. Wir haben also bei dem Enddarm genau denselben Vorgang, wie bei der Niere: Wasser wird durch Schluckbewegungen behufs Ausspülung aufgenommen und nach kurzem Aufenthalte entweder durch selbständige Contractionen oder vermittels einer durch Flimmerhaare hervorgerufenen Strömung wieder ausgestoßen. Einer sogenannten Darmrespiration kann das in den Enddarm von den Pteropoden und Heteropoden aufgenommene Wasser schwerlich dienen, da das Epithel im Vergleich zu demjenigen der Kiemen und, bei deren Abwesenheit, der Mantelhöhle viel zu dick ist; zudem deutet auch keine Vorrichtung einer besonderen Blutbeförderung nach diesem Orte darauf hin.

[2] Mit diesem provisorischen Namen belege ich das bei den Pteropoden theils

Digitized by Google

Für *Phyllirhoe*, die Heteropoden und Pteropoden ist also eine Wasseraufnahme durch Niere und Herzbeutel vollkommen ausgeschlossen, beide besorgen vielmehr die Ausscheidung einer Flüssigkeit aus dem Blute[1].

Was nun das rothbraune Organ bei den Muscheln betrifft, so hatte bereits KEBER (p. 48) ausgesprochen, dass dasselbe nicht mit dem Circulationssystem communicire, sondern mit geschlossenen Canälen nach der Schalenseite des Mantels hin endige und dort seinen Inhalt durch Diosmose zwischen Mantel und Schale ergieße. Allerdings hatte er sowohl wie Viele später nach ihm öfters Injectionen erhalten, welche das Gegentheil zu zeigen schienen, allein er war mit Recht der Meinung, dass in diesen Fällen Rupturen vorliegen müssten. Aber hier kommt noch eine andere Erwägung in Betracht. GROBBEN (p. 41) hat gefunden, dass in der That in dem rothbraunen Organe ein System von Räumen vorliegt, welches durch die von KEBER entdeckten Öffnungen mit dem Pericardium communicirt, und zwar ist es aus zahlreichen, den Öffnungen zustrebenden Blindsäckchen zusammengesetzt, die von einem Epithel bekleidet werden, welches sich direct in das Epithel des Pericardiums fortsetzt. Er fasst dieses Gebilde als der Pericardialdrüse der Cephalopoden entsprechend auf und belegt es auch

---

als Kieme, theils als Wimperschild beschriebene Organ, welches mir der bei vielen Prosobranchiern erwähnten Schleimdrüse und dem Tintenbeutel der Cephalopoden zu entsprechen scheint. Seine Lage ist stets vor der Nierenöffnung, und ich glaube nicht fehl zu greifen, wenn ich dieses Organ als Vertheidigungs-, resp. Schutzorgan ansehe. Bei den Gastropoden scheint es den Zweck zu haben, Fremdkörper und Organismen, welche in die Mantelhöhle gerathen, mit Schleim zu überziehen und dann durch die Flimmerung hinauszuschaffen; die Bedeutung bei den Cephalopoden ist bekannt. Die Beschreibung, welche GEGENBAUR davon giebt, ist nicht ganz richtig. Die mit den eigenthümlichen (bis 8) Einsenkungen oder Löchern versehenen Zellen tragen keine Wimpern, sondern auf ihnen liegt noch eine andere, allerdings sehr zarte, die Löcher frei lassende Zellschicht, welche die Wimpern trägt. Dieses auffallenderweise zweischichtige Epithel ist aus dem einschichtigen durch gegenseitige Auskeilung entstanden, wie man dies an den Rändern der Drüse sehr gut sehen kann. In nicht zu langer Zeit gedenke ich eine ausführlichere Beschreibung davon zu liefern.

[1] In wie weit sich eine andere, der äußeren Nierenöffnung sehr ähnliche Öffnung der Schalenhöhle in die Mantelhöhle bei *Cymbulia* und *Tiedemannia* an dieser »Wasserabscheidung« betheiligt, vermag ich jetzt noch nicht zu sagen. Jedenfalls geht durch diese mit Ring- und Radiärmuskeln versehene Öffnung eine Strömung nach außen, wovon man sich deutlich überzeugen kann, wenn man nach Wegnahme der Schale Carminkörnchen von der Schalenhöhle aus nach dieser Öffnung dirigirt. Eine Verwechselung mit der äußeren Nierenöffnung ist ausgeschlossen, da ich sowohl die beiden Nierenöffnungen, wie die eben erwähnte Öffnung zu gleicher Zeit sah.

Digitized by Google

mit diesem Namen. Wenn also diese Pericardialdrüse vom Herzbeutel aus in das blutführende Lacunen- (Sinus-) System sich in Form eines Conglomerates von Blindsäckchen hinein erstreckt, so erstrecken sich in ähnlicher Form die Ausläufer der Lacunen in dasselbe hinein, ähnlich wie zwei gefaltete Hände. Es leuchtet also ein, dass man das rothbraune Organ sowohl vom Herzbeutel aus injiciren kann (in diesem Falle die Drüsenblindsäckchen), als auch von dem Blutgefäßsystem aus (in diesem Falle die Lacunenausläufer zwischen den Drüsensäckchen), und dass umgekehrt durch Einstich in das rothbraune Organ sich sowohl das Blutgefäßsystem, als auch der Herzbeutel wird injiciren lassen, je nachdem man einen Lacunenausläufer oder ein Drüsensäckchen getroffen hat[1].

Die Auffassung des Herzbeutels als eines durch das rothbraune Organ mit dem Blutgefäßsystem in Verbindung stehenden Blutsinus scheint mir also durchaus nicht haltbar. Selbst wenn in der Herzbeutelflüssigkeit Blutkörperchen gefunden werden, ist man nicht zu dieser Annahme berechtigt, da dieselben bei der Durchbohrung der Herzbeutelwandung, wie KEBER richtig bemerkt (p. 66), in die Flüssigkeit gelangt sein können. Bei durchsichtigen Thieren aber, deren Herzbeutelflüssigkeit man ohne Verletzung durchmustern kann, gelingt es nicht, die Elemente des Blutes nachzuweisen.

Die Ansicht LEYDIG's (1. p. 176) und NÜSSLIN's (p. 16), dass Blutgefäße in der Niere offen münden, ist wohl nur auf Zerreißungen zurückzuführen, wie NALEPA (1. p. 57) bereits ausgesprochen hat, da eine Wasseraufnahme an dieser Stelle aus bereits erörterten physiologischen Gründen undenkbar ist.

Wir kommen nun zu der dritten Art von Öffnungen, durch welche Wasser dem Blute beigemischt werden soll. LEYDIG beschreibt bei *Cyclas cornea* Gänge zwischen den einzelnen Zellen und berichtet von ihnen, dass sie sich einerseits nach außen zwischen den Flimmerhärchen öffnen, andererseits aber nach innen in das Lückennetz des Fußes führen und so das Wasser in den Molluskenkörper einzuführen geeignet wären. Die LEYDIG'sche Ansicht wird von KOLLMANN, GRIESBACH und NALEPA getheilt, von denen der Letztere sich anfänglich ablehnend dagegen verhielt. Als Gegner derselben sind v. IHERING und CARRIÈRE

[1] Ich bin der Meinung, dass sich alle sogenannten »Pericardialkiemen« auf die »Pericardialdrüse«, welche vorzüglich die Aufgabe besitzt, das überflüssige Blutwasser abzuscheiden und so die Niere zu unterstützen, werden zurückführen lassen.

Digitized by Google

zu erwähnen. In einer späteren Abhandlung bildet LEYDIG diese Porencanäle von *Cyclas* stark vergrößert ab und wiederholt noch einmal seine frühere Behauptung. Obgleich ich mich sehr bemüht habe, konnte ich natürliche, zur Wasseraufnahme dienende Intercellulargänge bei *Natica* eben so wenig als CARRIÈRE an anderen Mollusken finden, will aber ihre Existenz überhaupt damit nicht in Abrede stellen. Bezüglich indessen der Richtigkeit der LEYDIG'schen Angaben und Abbildungen kann ich einige Bemerkungen nicht unterdrücken.

Die Figur 71 (LEYDIG 6) ist bei einer solchen Vergrößerung gezeichnet, dass es Wunder nehmen muss, einige leicht und schon bei schwächerer Vergrößerung deutlich sichtbare Verhältnisse an derselben nicht wieder zu finden. Das ist erstlich der Saum, der sich unter den Flimmerhärchen hinzuziehen pflegt und der sich oft sammt ihnen von den Zellen loslöst, und zweitens die homogene Membran, welche den Zellen als Unterlage und den Muskeln zum Ansatz dient und die LEYDIG auch bei Lungenschnecken beschreibt. Er sagt dort (p. 216): »Gegen die Oberfläche der Lederhaut gestaltet sich das Maschenwerk immer feiner, um zuletzt mit einem homogenen häutigen Grenzsaume abzuschließen. Bei gewöhnlicher Untersuchung scheint es, als ob diese Grenze der Lederhaut gegen das dickere Epithel hin eine einfache glatte Fläche ist. An Hautstellen aber, welche in schwacher Lösung von doppeltchromsauren Kali macerirt wurden, lässt sich da und dort wahrnehmen, z. B. besonders an den Mundlappen, dass Leisten auf der Oberfläche zugegen sind und sich netzartig verbinden. Im optischen Schnitt nehmen sie sich auch als niedrige papillenartige Erhebungen aus.« Auf p. 219 erwähnt er diese »homogene Haut oder Intima« nochmals. Auf der Abbildung, welche LEYDIG von dieser Haut giebt, sieht man keine Löcher, welche den ebenfalls bei den Lungenschnecken vorhandenen Intercellulargängen entsprechen und so dem Wasser den Durchtritt zum Blute gestatten könnten. Ich glaube aber nicht, dass sich *Cyclas* von den Landlungenschnecken, mit denen sie bezüglich der intercellularen Gänge übereinstimmt, so unterscheiden sollte, dass ihr dieser Saum fehlte. Überdies lässt er sich auch an Pteropoden und anderen Mollusken mit genügender Sicherheit wahrnehmen. Es ist auch nicht recht begreiflich, woran sich die Muskeln anheften sollten, wenn der Saum fehlte. Würden sie sich an die durch so große Intercellularräume getrennten Zellen ansetzen, so würden bei der Contraction sicherlich viel aus dem Verbande mit den übrigen herausgezogen, und die zwischen den Zellen bestehen sollenden Verbindungsbalken würden dies wohl kaum verhindern können. Wenn aber

Digitized by Google

wirklich diese Intercellularräume im normalen Zustande der Thiere vorhanden wären, so müsste man doch erwarten, dass auch der Flimmersaum an den entsprechenden Stellen unterbrochen wäre, um überhaupt dem Wasser den Eintritt in diese Intercellulargänge zu gestatten. Die LEYDIG'sche Figur ist also vermuthlich nicht correct oder die Intercellularräume können kein Wasser einführen. Ich habe ähnliche Bilder wie LEYDIG auf Schnitten erhalten, d. h. ein durch Zellenzwischenräume getrenntes Epithel und einen continuirlichen Flimmersaum, an welchem man aber deutlich sehen konnte, dass die Zellen durch die Behandlung mit entwässernden Reagentien geschrumpft waren. Aber auch an frischem Material habe ich besonders deutlich an der Mantelhöhlendrüse der Pteropoden Intercellulargänge gesehen, allein das nur, wenn die Thiere krank oder dem Absterben nahe waren. Das Auftreten von Intercellulargängen ungefähr in der Weise, wie es NALEPA in Fig. 1 wiedergiebt, war aber stets der Vorbote von der gänzlichen Loslösung, resp. Lockerung einzelner Zellen aus dem Verbande der anderen. An der betreffenden Drüse ganz frischer Thiere habe ich keine Intercellulargänge bemerken können; ich halte also die Intercellulargänge für pathologische Producte. CARRIÈRE, welcher sie ebenfalls nicht finden konnte, verweist LEYDIG auf seine Angabe, unter welchen Umständen dieselben zu sehen sind. Er sagt an der verwiesenen Stelle (5. p. 214): »Man legt die Thiere ungefähr 12 Stunden lang ins Wasser, so dass sie dem Erstickungstode nahe gebracht werden. Hier kommen die Intercellulargänge in der Seitenansicht sowohl, als auch ihre Öffnungen an der Oberfläche am besten zu Gesicht.« Nach einer solchen Behandlung muss man aber pathologische Veränderungen der Epidermis, die ja plötzlich mit einem ganz anderen Medium als bisher in intime Berührung kommt, erwarten. NALEPA sah gleichfalls zwischen den Epithelzellen kleine Öffnungen, die sich von den Mündungen der Schleimdrüsen unterscheiden ließen, allein er stellt für die von ihm besprochenen Pulmonaten in Abrede (1. p. 39), dass sie Mündungen eines mit dem Gefäßsystem im Zusammenhang stehenden Canalsystems seien, wie er denn überhaupt, auf Injectionen gestützt, gegen das Offensein des Gefäßsystems nach außen sich ablehnend verhält. Eine Imprägnation der Haut unter der Luftpumpe mit Farbstoffen blieb resultatlos. Später (2. p. 2) änderte er seine Ansicht und nahm mit LEYDIG an, dass die Intercellulargänge das Wasser, wenigstens bei den Landlungenschnecken, direct in das Blut führen. NALEPA verwendete zu seinen Untersuchungen frisches Epithel, allein ich glaube, dass das Entfernen des Epithels vom Thier und mithin von

Digitized by Google

der Ernährung hinreichend sein kann, pathologische Veränderungen hervorzurufen. Ich glaube im Gegensatz zu NALEPA, dass man durch Anfertigung von Schnitten durch schnell getödtete, resp. gehärtete Thiere sicherere Resultate erzielen kann, als durch Untersuchung abgetrennter lebender Körperstücke. Durch eine fast augenblickliche Härtung wird den Zellen keine Zeit zu krankhafter Veränderung gelassen. Die von NALEPA angestellte Fettimprägnation kann ich auch nicht für beweisend ansehen, da der dem Ricinusöle beigemischte Alcohol recht wohl die Zellen zum Schrumpfen bringen und so von einander entfernen konnte. Die Injectionen, welche NALEPA an einem Thiere vornahm, das er nach Durchschneiden des Herzens durch sanftes Streichen des Fußes blutleer machte und dann in lauwarmes Wasser legte, schließen pathologische Erscheinungen nicht aus, schwierig aber lässt sich die von NALEPA gegebene Figur 4 mit dem Vorhandensein der homogenen Haut unter der Epidermis (der »Basilarmembran«) in Einklang bringen. Die Injectionsmasse umgiebt die Zellen von unten her bis zum oberen Drittel, was sich wohl kaum dadurch erklären lässt, dass die Falten der Basilarmembran zwischen die Zellen des contrahirten Epithels eingedrungen sind und dass ihnen also auch die Injectionsmasse dahin folgen kann. Auf der andern Seite ist es aber bei einem wirklichen Vorhandensein der Intercellulargänge nicht recht begreiflich, warum die Injectionsmasse nur selten über das obere Drittel der Zellhöhe dringt, so dass man viele Schnitte durchmustern muss, bis man auf einen trifft, wo sie bis nach außen gedrungen ist. Ferner ist es an den Intercellulargängen auffallend, dass sie sich nach außen bedeutend verengen und so gewissermaßen einen nach außen führenden Trichter vorstellen, der sie viel geeigneter machte, Flüssigkeit nach außen abzuscheiden, als von außen her in das Innere aufzunehmen, eine Thätigkeit, welche viel besser zu dem Begriffe »Haut« als eines Ausscheidungsorganes passen würde und auch von NALEPA für den Mantel angenommen wird. Wenn Thiere, besonders wasserarm gewordene, eine geringe Menge Wasser oder verdünnte Salzlösungen von außen her aufnehmen, so kann das durch Osmose auch ohne Intercellulargänge geschehen, es ist also die Aufnahme solcher Flüssigkeiten an und für sich noch kein Beweis für das Vorhandensein besonderer, zu diesem Zwecke bestimmter Canälchen. Aber wenn auch wirklich Intercellulargänge dazu dienten, dem Blute von außen her Wasser zuzuführen, so ist es doch sehr zu bezweifeln, ob sie das in einer solchen Masse vermöchten, dass von einer Wasseraufnahme behufs Schwellung, Respiration etc. durch sie die Rede sein könnte, dass sie z. B. einer

Digitized by Google

Natica in wenigen Minuten über 20 ccm Wasser einzuführen im Stande wären.

Von anderen zur Wasseraufnahme dienenden Öffnungen ist noch diejenige zu erwähnen, welche LACAZE-DUTHIERS bei *Pleurobranchus aurantiacus* beschreibt (p. 193). Sie soll über der Geschlechtsöffnung liegen und vermittels eines Canales in directer Communication mit der Branchialvene stehen und so dem Blute Wasser zuführen. HANCOCK hat diese Öffnung bei Nudibranchiaten nicht finden können (p. 526), während v. IHERING (**5.** p. 136) die Beobachtung LACAZE's bestätigt. LANKESTER fand bei *Patella* (**1.** p. 334) zu jeder Seite des Kopfes in dem Winkel, den er mit dem Fuße bildet, eine Öffnung, die in den um den Pharynx gelegenen Blutsinus führte. Er lässt es unentschieden, ob diese capito-pedalen Öffnungen derjenigen von LACAZE-DUTHIERS bei *Pleurobranchus* gefundenen analog oder Genitalporen sind. Von diesem Organe konnte aber v. JHERING (**3.** p. 605) die inneren Öffnungen nicht finden, und SPENGEL stellt auch die äußeren (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. p. 346) entschieden in Abrede. In wie weit die an die rosettenförmigen Organe der Anneliden erinnernden Öffnungen, welche LEYDIG in der Schalenhöhle der Limacinen fand, hierher zu ziehen sind, vermag ich nicht zu sagen.

Der durch bestimmte Einlassporen bedingten Wasseraufnahme steht diejenige per os gegenüber, über welche Beobachtungen von KEBER (p. 75), GEGENBAUR (**3.** p. 352), LEYDIG (**4.** p. 61), NÜSSLIN (p. 41) und NALEPA (**1.** p. 39) vorliegen und gegen welche füglich nichts einzuwenden ist. Ob sie aber hinreichend ist, dem Körper mittels Osmose durch die Darmwand in kurzer Zeit solche Mengen Wasser zuzuführen, wie oben von der *Natica* hervorgehoben wurde, scheint zweifelhaft.

Über die Bahnen, in welche das Wasser aufgenommen werden soll, sind die Meinungen ebenfalls sehr getheilt. Eine Anzahl Forscher lässt das Wasser entweder direkt, oder doch mittels eines mit dem Gefäßsystem in Verbindung stehenden Röhrensystems oder Canales in das Blut eintreten (MERY, POLI [?], DELLE CHIAJE, v. BENEDEN, LEYDIG, GEGENBAUR, H. MÜLLER, LEUCKART, LANGER, AGASSIZ, MILNE EDWARDS 1858, LACAZE-DUTHIERS, v. HESSLING, VOIT, LANKESTER 1867, CARUS und GERSTÄCKER, KOLLMANN, v. IHERING 1876, SABATIER, GRIESBACH, NÜSSLIN), ein anderer nimmt ein geschlossenes, neben dem Blutgefäßsystem existirendes Wassergefäßsystem an (DELLE CHIAJE[1],

[1] DELLE CHIAJE scheint in der That beides anzunehmen, wenn ich ihn richtig verstanden habe. In den Memorie habe ich keine deutliche Auseinandersetzung

Digitized by Google

v. Baer, Carus [?], v. Siebold, v. Rengarten). In der Mitte zwischen beiden Anschauungen stehen Rolleston und Robertson, welche die directe Wasseraufnahme in das Blut durch das Bojanus'sche Organ, daneben aber noch ein selbständiges Wassergefäßsystem annehmen, welches das Wasser vom Blute durch Osmose erhalten und zu den Genitalöffnungen ausleiten soll, eine Ansicht, die kein anderer Untersucher bisher getheilt hat.

Gestützt wird die Annahme einer directen Zumischung von Wasser zum Blute durch das Vorfinden von Blutkörperchen in der ausgestoßenen Flüssigkeit und durch Injectionen, welche sowohl in der Weise gelangen, dass das Gefäßsystem vom Wasserporus aus sich injiciren ließ, als auch umgekehrt durch Injection des Blutgefäßsystemes das Schwellgewebe und der Wassercanal gefüllt wurde, oder auch die Injectionsmasse aus dem Wasserporus heraustrat. Injectionen können aber hier eben so wenig als beweisend angesehen werden, wie in den bereits erwähnten Fällen, da sie zu den widersprechendsten Resultaten geführt haben. Eben so stehen den positiven Resultaten betreffs der Auffindung von Blutkörperchen negative gegenüber (v. Rengarten p. 54), und bei ersteren ist die Möglichkeit, dass bei den heftigen Contractionen durch Gefäßrupturen Blut dem ausgestoßenen Wasser beigemischt worden sei, nie auszuschließen.

Theoretisch lässt sich gegen eine momentane Aufnahme einer größeren Menge Wasser an einer bestimmten Stelle in das Blutgefäßsystem, resp. in die Blutlacunen z. B. des Fußes, geltend machen, dass dadurch an dieser Stelle das Blut vollständig durch Wasser ersetzt, und die daselbst befindlichen Muskeln und andere histologischen Elemente einer zu großen Diffusion preisgegeben und außer Ernährung

---

seiner Ansicht bezüglich dieses Punktes gefunden. In den Descrizione sagt er aber (III, p. 48): »Non ha questa (nämlich irrigazione acquosa) alcuno rapporto col circolo sanguigno ne' Cefalopedi; alquanto separata vedesi appogli Pteropedi (*Cymbulia*) ed i Gastropedi, val dire in massimo grado (doridi, tetidi, gastrottero) ad opra di appositi canali traghettanti fra le areole lacertose del loro piede abbeverate di acqua, onde sboccare tutti in un seno perfettamente chiuso e con peculiari pareti; od in minimo grado nelle aplisie, perchè privo di queste e senza continuità di tunica; finalmente confuso colla totale cavità muscolare del piede negli Acefali in esame.« Mit den Höhlungen des Fußes steht aber nach ihm (III, p. 52 u. 53) das »lymphatisch-venöse« oder das »eigentliche zuführende oder venöse« Blutgefäßsystem in Verbindung, das der eigentlichen Gefäßstructur entbehre und aus dem areolaren Gewebe hervorgehend gedacht werden müsse. In Folge davon stehe auch dasselbe (p. 53) mit der Außenwelt durch die für das Wassergefäßsystem angegebenen Poren in Verbindung. Er nimmt also alle Stufen einer Sonderung des Wassergefäßsystems und des Blutgefäßsystems von einander an.

Digitized by Google

gesetzt würden; ferner würden die dort befindlichen Blutkörper, wie bereits v. Rengarten bemerkt (p. 51), zerstört werden.

Nach solchen Reflexionen, wie ich sie hier wiederzugeben versucht habe, war ich zu der Ansicht gelangt, dass eine Wasseraufnahme überhaupt nicht stattfinde und hoffte bei Wiederholung der Agassiz'schen Experimente die Fehlerquelle zu entdecken und damit die Frage zwar nicht zu lösen, aber doch zu klären. In Gemeinschaft mit Herrn Dr. Paul Mayer habe ich zu diesem Zwecke eine Anzahl Versuche angestellt, deren Beschreibung hier ihren Platz finden möge.

Es handelte sich zunächst also darum nachzuweisen, ob eine momentane Aufnahme einer größeren Menge von Wasser überhaupt stattfinde. Das

I. Experiment, welches zu diesem Behufe angestellt wurde, war eine Wiederholung des so einfachen aber auch so scharfsinnigen Agassiz'schen Versuches.

Es wurden 3 *Natica josephina*, die durch ihr bedeutendes Schwellungsvermögen sich ganz besonders zu einem solchen Versuche eignen, im zusammengezogenen Zustande in einen Glascylinder gebracht. Durch den luftdicht schließenden Kork war eine mit einem Maßstab in Millimetern versehene Glasröhre von 1 mm Lumen eingesetzt und der Glascylinder bis auf eine Luftblase, welche sich an dem vorhandenen Apparate nicht gut vermeiden ließ, vollständig gefüllt. Da die Zimmertemperatur niedriger war als die des Wassers, wurde, um einer Contraction des in dem Cylinder befindlichen Wassers vorzubeugen, der Cylinder ganz in ein Gefäß mit circulirendem Wasser gebracht. Die drei *Natica* dehnten sich zur normalen Schwellung aus und krochen in dem Glascylinder umher, ohne dass auch nur das geringste Steigen in dem Messrohr beobachtet werden konnte. (Derselbe Versuch mit demselben Resultate wurde auch an zwei *Solecurtus strigilatus* angestellt.) Obgleich es nun wenig wahrscheinlich war, dass eine dem ausgedehnten Fuße der *Natica* entsprechende Menge Wasser in die zu demselben relativ kleine Schalenhöhle aufgenommen werden konnte, so wurden die Thiere doch in Glasschalen, die nur $^1/_2$—$^3/_4$ Centimeter hoch mit Wasser gefüllt waren, in der Weise hineingelegt, dass die Mündung des Gehäuses sich außerhalb des Wassers befand, in der Hoffnung, dass so bei dem Ausstrecken des Thieres die Schalenhöhle sich mit Luft füllen würde. Nachdem die Schnecken sich ausgestreckt hatten, wurden sie sammt der Schale vorsichtig unter Wasser gebracht,

Digitized by Google

und jede derselben unter einem graduirten, mit Wasser gefüllten Glascylinder zum Zusammenziehen genöthigt. Dieser Versuch gab aber weder mit diesen drei noch mit anderen Schnecken brauchbare Resultate, indem nur einige Luft, noch dazu in einer so geringen Menge abgaben, dass sie gar nicht in Betracht kommen konnte. Es wurden desshalb 12 ausgestreckte *Natica* durch Reizung veranlasst, ihre Flüssigkeit abzugeben, und diese in graduirten Glascylindern aufgefangen. Die Flüssigkeit wurde meist in 3 Portionen abgegeben, von denen die erste, vermuthlich das von der Oberfläche abfließende Wasser, durchschnittlich 1 ccm betrug; von den beiden anderen war in der Regel die zweite die größere. Die Thiere versetzten wir dann im zusammengezogenen Zustande in einen ebenfalls graduirten mit Wasser versehenen Glascylinder und beobachteten, um wie viel das Wasser in demselben stieg. Folgende Tabelle diene zur Übersicht:

Nr.	Abgegebenes Wasser Portionen	Summe	Die Thiere verdrängten Wasser
1.	2 1 4,7 16	23,7 ccm	10 ccm
2.	1 7 12,8	20,8 »	8,3 »
3.	1,5 19	20,5 »	9 »
4.	1 7 8,8	16,8 »	6 »
5.	1 2,5 12,7	16,2 »	6 »
6.	1 8,5 11,3	20,8 »	8 »
7.	1 14	15 »	5 »
8.	0,5 12,5	13 »	6 »
9.	1 6 7	14 »	5,8 »
10.	1 8,5	9,5 »	4 »
11.	1 2,5 9,3	12,8 »	4,8 »
12.	1 10	11 »	5,5 »
Durchschnitt	—	16,1 ccm	6,5 ccm

Es gaben also die Thiere mindestens doppelt so viel, meist aber noch mehr, ja sogar das 3fache von der Wassermenge ab, die sie im zusammengezogenen Zustande verdrängten. Wenn nun daraus schon an und für sich hervorgeht, dass die (abgegebene also auch die) aufgenommene Wassermenge gar nicht in der ganz leeren Schale Platz hätte, so wird die Unmöglichkeit davon noch größer, wenn man bedenkt, dass die Schalenhöhle noch zum größten Theil von dem Eingeweidesacke der Schnecke ausgefüllt wird. Es geht somit aus dem ganzen Experiment hervor, dass die Schnecken das verdrängte Wasser in sich aufgenommen haben mussten, da die Schalenhöhle zu klein war, um ein solches Quantum von Wasser beherbergen zu können.

II. Experiment. Es wurden 10 *Natica* durch Reizung zur

Digitized by Google

Wasserabgabe genöthigt und das Wasser in graduirten Glascylindern aufgefangen. Dann wurde jede Schnecke einzeln im eingezogenen Zustande mit einer Quantität Wasser, welche gleich der des abgegebenen war, in eine kleine verschließbare Glasschale gesetzt. Als die Schnecken sich ausgestreckt (freilich nicht vollständig geschwellt) hatten und herumzukriechen begannen, wurde mit einer Pipette das noch in der Schale befindliche Wasser abgesogen und gemessen und darauf die Schnecke zum Zusammenziehen genöthigt. Bei diesen Messungen ergab sich, dass von dem Wasser stets ein Theil verschwunden war, den aber die Schnecke bei der Reizung wieder von sich gab. Die Details giebt folgende Tabelle:

Nr.	Portionen	Summe	Übrig gelassenes Wasser	Ausgestoßenes Wasser	Summe beider
1.		10 ccm	6,5 ccm	3,2 ccm	9,7 ccm
2.		13,5 »	8,3 »	5,2 »	13,5 »
3.		13,5 »	9,8 »	3,7 »	13,5 »
4.		10 »	6 »	2,9 »	8,9 »
5.		7 »	5,2 »	1,2 »	6,4 »
6.		6 »	2,8 »	3,2 »	6 »
7.	1 3,2 5,5	9,7 »	5,5 »	4,5 »	10 »
8.	1,5 2,6 5	9,1 »	4,7 »	4,4 »	9,1 »
9.	1 4 5	10 »	6,5 »	3 »	9,5 »
10.	1 3,5 3,5	8 »	5,8 »	2,2 »	8 »

Außer diesen beiden Experimenten, welche nach meiner Meinung die Wasseraufnahme über jeden Zweifel erheben, stellte ich nun noch ein

III. Experiment mit einer gefärbten Flüssigkeit an.

Es wurden drei *Natica* im eingezogenen Zustande in eine Schale gesetzt, deren Wasser mit indigschwefelsaurem Natron gefärbt war. Nachdem sie sich ausgestreckt hatten und eine kurze Zeit herumgekrochen waren, wurden sie vorsichtig[1] herausgenommen, so dass sie sich nicht zusammenzogen, in ein Gefäß mit reinem Wasser gesetzt und von allem äußerlich anhaftenden Schleim, in dem sich eine Menge Farbstoff gesammelt hatte, so gut es ging, befreit und öfter mit frischem Wasser versehen. Betrachtete man nun den ausgedehnten Fuß, so bemerkte man, dass er ganz und gar blau schimmerte. Wurde der Fuß oder Mantel nun an irgend einer Stelle betupft, so erhielt dieselbe bei der Contraction eine hellere Farbe, während irgend eine andere Stelle, welche durch diese Contraction mit mehr Wasser versehen wurde,

[1] Wenn man unter die vollständig ausgestreckten Thiere behutsam einen Spatel schiebt, sie mit demselben etwas hochhebt und mit einem oder zwei Fingern darunter greift, so gelingt es meist, sie ohne eintretende Contraction von Seiten der Thiere hochzuheben und zu transportiren.

Digitized by Google

dunkler erschien. Die Schnecken wurden dann vorsichtig herausgenommen, umgedreht, so dass die Unterseite des Fußes nach oben zu liegen kam und zur Contraction veranlasst. Dabei färbte sich nun der Schleim an dem Fußrande etwas blau und die wieder ausgestreckten Thiere erschienen heller als zuvor. Nachdem sie dann wieder in das Gefäß mit dem gefärbten Wasser gesetzt waren und sich ausgestreckt hatten, wurden sie unter Vermeidung von Contractionen unter die Circulation gesetzt, um zu sehen, wie lange sie die Farbe erkennen lassen würden. Am folgenden Tage waren sie noch stark blau, während am vierten Tage von der Farbe nichts mehr zu sehen war.

Nachdem ich so gegen meine Erwartung von der direkten massenhaften Wasseraufnahme überzeugt worden war und durch die Blaufärbung des Schleimes am Fußrande einen Fingerzeig erhalten hatte, wo ich, abgesehen von Rissstellen, vielleicht die Wasserporen finden könnte, ging ich zur Untersuchung der zweiten Frage über, nämlich zu dem »Wo?« der Wasseraufnahme. Das Natürlichste würde unstreitig diejenige durch den Mund sein, aber die Beobachtung der Schnecken schloss diese aus, denn sie streckten nie ihren Pharynx hervor, wie sie es behufs Nahrungsaufnahme thun, und berührten, wenn man die Schalen nur $^1/_2$ cm hoch mit Wasser füllte, die Flüssigkeit nur mit den Sohlenrändern. Dass etwa eine Flimmerung eine solche Menge Wasser bis zum Munde führte, war nicht gut annehmbar, da das Ausstrecken und die Wasseraufnahme in viel zu kurzer Zeit erfolgte. Man musste sich aber auch sagen, dass die kurze Zeit, welche eine *Natica* zum Ausstrecken braucht, wohl kaum genügen könnte, um eine so große Menge von Wasser durch den Darm in die Höhlungen des Leibes diffundiren zu lassen. Um genauere Daten über die Zeitdauer der Wasseraufnahme zu sammeln, brachte ich 17 *Natica* im zusammengezogenen Zustande in Gefäße und notirte 1) den Zeitpunkt, wann sie anfingen, sich auszustrecken, 2) wann sie anfingen, herumzukriechen und 3) wann sie sich vollständig angeschwellt hatten. (Tab. p. 538.)

Aus der Tabelle ergiebt sich, dass das Minimum, welches gebraucht wurde, den Fuß vollständig zu schwellen, 2 Minuten, das Maximum 9 Minuten, der Durchschnitt 4 Minuten 54 Secunden betrug. Derselbe Versuch wurde noch einmal wiederholt unter Umständen, welche der Natur mehr entsprachen, d. h. die Thiere wurden in eine große Glasschale gesetzt, deren Boden einige Centimeter hoch mit Sand bedeckt war. Die kürzeste Zeit, welche ein Thier nöthig hatte, ganz im Sand zu verschwinden, betrug 3 Minuten, die längste 10 Minuten und der Durchschnitt 4 Minuten 2 Secunden.

Digitized by Google

Nr.	I. Anfang des Ausstreckens			II. Anfang des Kriechens			III. Differenz von I. u. II.		IV. Zeitpunkt der vollständigen Schwellung			V. Differenz von I. u. IV.	
	Uhr	Min.	Sec.	Uhr	Min.	Sec.	Min.	Sec.	Uhr	Min.	Sec.	Min.	Sec.
1.	1	39	—	1	42	—	3	—	1	45	—	6	—
2.	1	39	—	1	43	—	4	—	1	44	2	5	2
3.	1	39	—	1	41	—	2	—	1	44	—	5	—
4.	1	43	—	1	44	—	1	—	1	45	—	2	—
5.	1	45	—	1	49	—	4	—	1	50	—	5	—
6.	1	46	—	1	49	5	1	5	1	51	7	3	7
7.	2	3	—	2	6	—	3	—	2	7	—	4	—
8.	2	1	5	2	6	—	4	5	2	7	—	5	5
9.	2	3	—	2	5	5	2	5	2	6	2	3	2
10.	2	4	—	2	9	—	5	—	2	10	—	6	—
11.	2	15	—	2	18	7	3	7	2	20	—	5	—
12.	2	20	—	2	23	3	3	—	2	24	1	4	1
13.	2	25	—	2	29	5	4	5	2	31	2	6	2
14.	2	26	—	2	29	5	3	5	2	32	—	6	—
15.	2	32	—	2	39	—	7	—	2	41	—	9	—
16.	2	49	6	2	53	2	3	6	2	54	3	5	3
17.	2	57	—	2	59	5	2	5	3	1	2	4	2
Durchschnitt							3 Min. 13 Sec.					4 Min. 54 Sec.	

Wenn man nun mit dieser Tabelle die erste (p. 535) vergleicht und findet, dass durchschnittlich 4 Minuten 54 Secunden genügen, um 16 ccm Wasser aufzunehmen, so scheint eine Wasseraufnahme durch Osmose oder durch Intercellularräume zwar nicht ausgeschlossen, aber doch sehr unwahrscheinlich.

Da ich nach dem Versuche mit indigschwefelsaurem Natron bereits auf die Fußkante aufmerksam geworden war, legte ich ausgestreckte *Natica* so in einen Trichter, dass die Schale nach unten, die untere Fußfläche aber nach oben zu liegen kam und merkte nun auf, von welcher Stelle das Wasser vorzugsweise bei Reizung des Thieres herkam. Der Voraussetzung entsprechend schien das abfließende Wasser besonders vom Fußrande herzukommen, und einige Male wurden auch direct aus diesem weithin ausspritzende feine Strahlen bemerkt und zwar an der Stelle des Fußes, wo der doppelt gefaltete Rand beginnt. Beobachtet wurden bis drei Strahlen. An der eben bezeichneten Stelle musste sich also die verhältnismäßig dünnste Stelle des Fußes befinden, was auch aus freier Hand hindurchgelegte Schnitte bewahrheiteten. Eine nähere Untersuchung dieses Fußrandes mit Hilfe zahlreicher dünner Serienschnitte ließ mich denn auch (natürlich geschlossene) pori aquiferi finden, welche es aus vielen Gründen unmöglich machten, sie als Rissstellen anzusehen und welche bei geringer Größe mit kräftigen Schließmuskeln versehen sind. Über ihre Anzahl

Digitized by Google

und Vertheilung bin ich noch nicht ganz ins Klare gekommen, wegen der großen Schwierigkeit sie aufzufinden, und es fehlt mir vor der Hand auch noch jede Vorstellung, auf welche Weise das Wasser durch sie eingesogen wird. Eine nähere Beschreibung dieser Wasserporen wird in einer späteren Arbeit erfolgen. Einen Umstand möchte ich aber hervorheben, nämlich dass die Schnitte nicht von contrahirten, sondern von solchen Thieren stammen, die in einem Schwellungszustande des Fußes conservirt waren, wie er nur im Leben vorkommen kann. Ein Geschlossensein der Poren ist in diesem Falle selbstverständlich.

Bezüglich der dritten Frage über das »Wohin?« haben wir auch einige Versuche angestellt, deren ich hier Erwähnung thun will, obgleich sie zu keinem entscheidenden Resultate geführt haben.

Das von den Schnecken in so reichlicher Menge abgegebene Wasser war mitunter so von Blutkörperchen erfüllt, dass es ganz trübe und opalisirend war, mitunter ließ es jedoch mit dem unbewaffneten Auge keine Spur von Trübung erkennen. Die Untersuchung dieser Flüssigkeit wurde auf zwei Arten vorgenommen. Einmal wurde es mikroskopisch auf Blutkörperchen geprüft und zweitens gekocht, mit Salpetersäure versetzt und abermals gekocht. Durch die letzte Reaction sollte nicht nur nachgewiesen werden, ob, im Falle keine Blutkörperchen zu finden waren, also ein Geschlossensein des Wassergefäßsystemes vorausgesetzt werden konnte, etwa Eiweiß durch die Gefäßwandungen diffundirt war, sondern auch, wenn sich Blutkörperchen zeigten, wie viel Eiweiß bei der Contraction verloren geht.

Um irgend welche gewaltsamen Contractionen zu vermeiden und Flüssigkeit zu erhalten, welche die Schnecke ohne große Reizung abgiebt, wurde eine *Natica* im vollkommen ausgestreckten Zustande in eine trockene Glasschale gesetzt und zugedeckt. Da die Schale absichtlich etwas schief gestellt worden war, so sammelte sich an der tiefsten Stelle immer etwas Flüssigkeit an, welche mittels einer stets gereinigten Pipette abgesogen und untersucht wurde. Das zunächst in sehr geringer Menge abfließende Wasser, welches vermuthlich nur das der Schnecke äußerlich anhaftende, nach den vorigen Tabellen circa 1 ccm betragende war, wurde in 7 Portionen untersucht, 1) um 9 Uhr 45 Minuten am Vormittag des 7. December, 2) um 9 Uhr 50 Minuten, 3) 9 Uhr 55 Minuten, 4) 10 Uhr 13 Minuten, 5) 10 Uhr 30 Minuten, 6) 12 Uhr 40 Minuten, 7) 2 Uhr 5 Minuten Nachmittags. In keiner dieser Portionen ließen sich Blutkörperchen und Eiweiß nachweisen. Das Thier verharrte ausgestreckt und nur wenig sich bewegend bis zum 10. December, also volle 3 Tage, ohne Flüssigkeit abzugeben. Am

Digitized by Google

10. December aber wechselte es seinen Ort bemerkbar und gab ein größeres Quantum Flüssigkeit ab, welche zwar die Reaction auf Eiweiß gab, aber keine Blutkörper enthielt. Die 9. Portion um 1 Uhr 30 Minuten Nachmittags und die 10. um 5 Uhr 45 Minuten ergaben dasselbe Resultat. Während der Nacht zum 11. December war das Thier herumgekrochen und hatte den Mantelrand etwas eingezogen. In der in reichlicher Menge abgegebenen Flüssigkeit ließen sich weder Blutkörperchen noch deren Zerfallproducte, aber deutliche Spuren von Eiweiß nachweisen. Um 12 Uhr 30 Minuten desselben Tages gab sie abermals viel Flüssigkeit ab, die weder Blutkörperchen noch Eiweiß enthielt. In der Nacht vom 12. zum 13. December hatte sie abermals ihren Platz verändert und sowohl den vorderen als den hinteren Theil des Fußes etwas eingezogen und gab am Nachmittag 4 Uhr eine Flüssigkeit von sich, die zwar keine Blutkörperchen enthielt, aber schon an und für sich trübe war und in der That auch Eiweiß zeigte. Die Schnecke hatte sich dabei fast ganz eingezogen, reagirte aber auf Reize. Am 14. December Morgens hatte sie abermals ihre Stellung verändert und eine kleine Menge Flüssigkeit von sich gegeben, die zwar keine Blutkörperchen, aber Epidermiszellen mit großen Wimpern enthielt. Eine Eiweißreaction war selbstverständlich. In einer fast ganz eingezogenen Stellung, mit nur etwas hervorsehendem hinterem Theile des Fußes, verharrte sie, immer noch gegen Reize empfindlich, bis zum 16. December Abends. Am Morgen des 17. December, also nach 10 vollen Tagen, war sie todt. Aus dieser absichtlich etwas ausführlich gehaltenen Schilderung geht hervor, dass Flüssigkeit ohne nachweisbare Spuren von Blut abgegeben werden kann (Portion 12), ferner aber, dass eine *Natica*, welche als Raubthier doch eine bedeutend lebhaftere Existenz als eine im Schlamm steckende Muschel besitzt, sehr lange des Wassers entbehren und sich mit einer nur geringen Athmung begnügen kann, also es doch bedenklich scheint, die Kiemen-Manteloberfläche der trägen Muscheln als nicht zur Athmung ausreichend zu bezeichnen.

Eine andere *Natica* wurde vorsichtig mit 2 Fingern am Gehäuse ergriffen, umgedreht und ohne Reizung beobachtet. Das abfließende Wasser wurde in 10 gesonderten Portionen aufgefangen. Die 6 ersten Portionen, vermuthlich nur das Ablaufwasser, enthielten natürlich kein Blut. Die ziemlich großen Portionen 7—9 ließen ebenfalls weder Blutkörperchen noch Eiweiß erkennen. Der Sicherheit wegen wurde Probe 8 mit Jod und Probe 9 mit Osmiumsäure behandelt. Portion Nr. 10 enthielt Eiweiß und Blutkörperchen, welche sowohl in der frischen Flüssigkeit als auch mit Sublimat nachgewiesen wurden. Auch

Digitized by Google

dieser Versuch zeigt also, dass Flüssigkeit ohne nachweisbares Blut abgegeben werden kann. Da es nun aber möglich sein konnte, dass die Blutkörperchen, wenn die Schnecke sie in geringer Menge ausstieß, in dem an der Oberfläche anhaftenden Schleim zurückblieben, so wurde der Schleim einer darauf hin gerichteten Musterung unterzogen. Oft enthielt derselbe eine nicht unbedeutende Menge Blutkörperchen, während er andererseits eben so oft keine Spur von ihnen entdecken ließ, so dass seine Untersuchung zur Lösung der Frage nichts beitrug.

In der Erwägung, dass die zu dem Versuch verwendeten *Natica* bei der Gefangennahme, resp. bei dem Transport zu heftigen Contractionen veranlasst sein und Risse in dem Fuß davongetragen haben könnten, wurden fünf *Natica* in einer Glasschale ohne Sand unter die Circulation gebracht und zur Ausheilung etwa vorhandener Risse sieben Tage sich selbst überlassen. Die Schale wurde mit einem Glasdeckel so bedeckt, dass das Wasser bequem in ihr circuliren konnte, die Schnecken aber am Entweichen verhindert wurden. Nach sieben Tagen, in welchen, so weit es constatirt werden konnte, keine derselben sich contrahirt hatte, wurden sie in der eben erwähnten Weise ohne Reizung mit zwei Fingern behutsam gefasst, umgedreht, und die abgegebene Flüssigkeit in verschiedenen Portionen aufgefangen. Drei von den Schnecken contrahirten sich, nachdem sie vergeblich versucht hatten, sich aus der unbequemen Lage zu befreien, plötzlich und natürlich enthielt die abgegebene Flüssigkeit sowohl Blutkörperchen als Eiweiß. In der 6. und 7. Portion der von der vierten Schnecke enthaltenen Flüssigkeit ließen sich keine Blutkörperchen nachweisen, dagegen enthielt der Schleim stellenweise sehr viel von ihnen; es konnte aber nicht festgestellt werden, ob dieselben von diesen oder von vorhergehenden Flüssigkeitsabgaben herrührten. Die 5. Schnecke gab zuerst 4 ccm und bald darauf 3,5 ccm Flüssigkeit ab, in welcher weder Eiweiß noch Blutkörperchen waren. In der dritten Portion von 7,5 ccm waren sowohl Blutkörperchen enthalten, als auch eine Spur von Eiweiß. Obgleich diese Versuche mehrmals wiederholt wurden, lieferten sie doch keine anderen Resultate, als dasjenige, welches bereits aus den vorhergehenden Versuchen gewonnen war, dass nämlich ziemliche Mengen einer Flüssigkeit abgegeben werden können, welche weder Blutkörperchen noch Eiweiß nachweisen lässt. Die directe Untersuchung des Schleimes nach der Abgabe einer blutlosen Flüssigkeit ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft, da die Schnecke bei der Entfernung des Schleimes sich in der Regel heftig contrahirt und so die Untersuchung des Schleimes nutzlos macht.

Digitized by Google

v. Rengarten hatte, wie bereits erwähnt wurde, als einen Grund zur Annahme eines Wassergefäßsystemes geltend gemacht, dass man den Muscheln wohl schwerlich eine so ins Ungeheure gehende »Reproductionskraft« zuschreiben könne, dass sie in so verhältnismäßig kurzer Zeit, mitunter einer halben Stunde, das Doppelte oder Dreifache ihres eigenen Körpergewichtes Blut produciren könnten. Man könnte diesen Grund aber auch eben so für ein geschlossenes Wassergefäßsystem geltend machen, denn wenn mit dem Wasser stets eine bedeutende Menge von Blutkörperchen und Eiweiß ausgestoßen würde, so ist nicht recht einzusehen, wie das Thier diesen Blutverlust, zumal wenn er sich öfter hinter einander wiederholt, ertragen könnte. Um über die Resistenzfähigkeit und Reproductionskraft der *Natica* in dieser Hinsicht einige Belege zu gewinnen, wurde eine solche Schnecke so oft hinter einander zur Contraction gereizt, als es möglich war, d. h. sobald sie sich wieder ausgestreckt hatte[1].

3. December.			4. December.			
1) 20,5 ccm	1 Uhr Nachmittags.		6) 19,2 ccm	10 Uhr	Vormittags.	
2) 15,5 »			7) 13,7 »	10 Uhr	25 M.	Vormittags.
3) 15 »			8) 12 »	11 »	3 »	»
4) 12,8 »			9) 10 »	11 »	52 »	»
5) 13 »	4 Uhr	Nachmittags.	10) 10,8 »	12 »	50 »	Nachmittags.
			11) 11 »	1 »	3 »	»
			12) 10,5 »	3 »	12 »	»

Nach der 12. Flüssigkeitsabgabe streckte sie sich nicht wieder aus und starb ab. Eine Vergleichung der zum Gerinnen gebrachten Eiweißmengen ergab erstlich, dass die Schnecke in der That über eine Menge Blut verfügt und eine große Reproductionskraft haben muss, so dass man annehmen kann, dass ihr ein so großer Blutverlust, wie er durch die Contraction hervorgebracht werden kann, nicht sonderlich schädlich sein wird, und in der That haben sich die *Natica*, welche ich öfter zu dergleichen Versuchen verwendete, in ihrem unter Circulation stehenden Sandbecken ohne nachweisbare Nahrung mehrere Monate gehalten, ohne dass ich jemals eine abgestorbene darin gefunden hätte. Die Bemerkung von Agassiz (p. 178) ferner, dass mit den Contractionen auch das Blut in dem ausgestoßenen Wasser zunahm, haben wir nicht machen können, wir fanden im Gegentheil das meiste Blut in Portion 1

[1] Für solche Versuche empfehlen sich besonders *Natica*, welche schon häufig an demselben oder vorhergehenden Tagen beunruhigt worden sind, da sie, frisch aus den Sandbecken genommen, oft gar zu lange eingezogen bleiben und die Geduld des Beobachters auf die Probe stellen.

Digitized by Google

und Portion 6, welche letztere also nach der langen Ruhepause in der Nacht abgegeben wurde.

Durch die vorstehenden Versuche ist nachgewiesen, dass *Natica josephina* in der That eine bedeutende Menge Wasser momentan behufs Schwellung aufnimmt, und wahrscheinlich gemacht, 1) dass das Wasser durch Poren am Fußrande aufgenommen wird und 2) dass das Wasser von dem Blute getrennt bleibt, denn nur so kann man sich die Abgabe von Wassermengen, in denen sich weder Blutkörper noch Eiweiß finden ließen und der große Wechsel in dem Blutgehalte erklären. Es liegt mir natürlich fern, nun auch auf die anderen Schnecken oder gar anderen Molluskengruppen diese Resultate ausdehnen zu wollen, ohne eingehende Untersuchungen darüber angestellt zu haben; allein die Aufnahme von Wasser hat nun für die Molluskengruppe, da sie bei einem Vertreter derselben sicher nachgewiesen ist, nichts Befremdendes mehr, und ich glaube, dass sie sich noch bei vielen anderen Gastropoden und Lamellibranchiaten, wenn auch modificirt, wird nachweisen lassen. Eine auf die Wasseraufnahme gerichtete vergleichende Untersuchung würde gewiss viel Interessantes eruiren und einer solchen bleibt es überlassen zu finden, ob der Gebrauch dieser Fähigkeit ein der Molluskengruppe allgemeiner ist, oder ob nur einzelne Thiere von so ungeheurem Schwellvermögen, wie z. B. *Natica*, sich derselben bedienen, während für andere das Blut zur Locomotion ausreichend ist.

Digitized by Google

On the Life-History and Development of the Genus Myzostoma (F. S. Leuckart).

By

John Beard,

Berkeley Fellow of Owens College, Manchester.

With Plates 31 and 32.

Historical Introduction.

The genus *Myzostoma* has from the time of its first discovery been one of the most doubtful genera among the *Invertebrata*. Of the anatomy we have in past years learnt much, especially by the researches of SEMPER[1] and GRAFF[2]. But the embryology, which as is well known usually gives good criteria for determining the position of a group, was almost unknown to previous observers.

The first stage in the development recorded, was an advanced one observed by SEMPER[3]. It had a simple, unbranched alimentary canal and two pairs of legs. The discovery of this larva was of no importance for determining the systematic position of the group. Indeed it taught very little, and led rather to erroneous comparisons with the *Nauplius* larva of *Crustacea*. In 1866 METSCHNIKOFF[4] described accurately the segmentation of the egg of *M. cirriferum*, and figured a ciliated larva of a simple form — little more than a planula.

He further described some of the later stages in which the larva is already in possession of its host. In both these cases the larva has permanent legs, in the one case two pairs, in the other the full complement of five. Both had a proboscis, and simple unbranched alimentary canal. But although METSCHNIKOFF's paper contained the description of a not

[1] SEMPER, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Myzostoma* (Leuckart). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. p. 48—64. Taf. III u. IV.

[2] GRAFF, Das Genus *Myzostoma*. Leipzig 1877.

[3] l. c. p. 60.

[4] METSCHNIKOFF, Zur Entwicklungsgeschichte von *Myzostomum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. p. 236—243. Taf. XIII A.

Digitized by Google

inconsiderable course of development, it does not include the whole, nor even the most important part of the larval history. This was no doubt due to the smallness of the larvae to be dealt with, and the non-success of all efforts to obtain artificial fecundation. This bad fortune METSCHNIKOFF shared with SEMPER and GRAFF, neither of whom were able to obtain results in this direction. In his monograph of the genus GRAFF added but little to our knowledge of the development of the genus; the whole of his results under this head being contained in the following[1]: »Und so sind es nur die Entwicklungszustände von 0,2 mm Länge an, welche ich kenne. Doch gestatten auch diese einen kleinen Fortschritt in der Erkenntnis der Entwicklungszustände unserer Thiere. Larven von dieser Länge zeigen 3 bis 5 Fußpaare, terminalen Mund und After, einen wohl ausgebildeten Bulbus musculosus und einfachen unverästelten Magen.«

I have had more good fortune in attempting to bridge over the gap in our knowledge of the development, and have further been successful in obtaining artificial fecundation, to which success, no doubt, no inconsiderable portion of the results obtained is due.

Such briefly was the state of our knowledge of the embryology of the group, when at the close of last year I began my researches. We knew the segmentation fairly well by METSCHNIKOFF's researches, and we knew that a completely ciliated larva left the egg. But beyond this point the larval history was totally unknown. Of the post-larval history a fair proportion was known from the researches of SEMPER, METSCHNIKOFF and GRAFF, but this knowledge does not seem to have been enough to determine even approximately the systematic position of the genus. METSCHNIKOFF, it is true, with his usual perspicuity, was lead by his researches to class the *Myzostomidae* among the *Chaetopoda*, and indeed, as a special division *Chaetopoda parasitica*; but while the views of this distinguished zoologist were adopted by many others, including CLAUS in his Grundzüge der Zoologie[2], Prof. GRAFF in his Monograph and later papers on the group regarded the genus as allied to the *Tardigrada* and *Linguatulidae*. With what justification we shall see in the sequel.

Methods of research.

A few words on the methods employed may perhaps not be out of place. The development was mainly studied on the living animal. Con-

[1] l. c. p. 66. [2] Vierte Auflage. 1880. p. 506.

Digitized by Google

served material in whatever way prepared yielded but little result. Larvae were prepared in all sorts of ways for microscopic examination, mounted whole and in sections. But the usual result was disappointment. Hence the drawings of the development given are mostly from the living object, and only in the case of two are sections figured. The above applies only to the segmentation and true larval stages.

My earlier attempts to effect artificial fecundation were, like those of my predecessors, without result. And so in the earlier portion of the research larvae had to be sought with great trouble, and in few numbers in the glasses of sea-water in which *Comatulae* with *Myzostomidae* had been placed. This was a very troublesome and tedious proceeding especially as it was impossible to keep the *Comatulae* alive in small glasses for any length of time. Still it was not uncrowned with success, for it yielded a tolerably complete picture of the whole course of development, which served to control and verify the later researches on segmenting eggs and larvae obtained by artificial fecundation. To obtain naturally fertilised eggs the following method, provided *Comatulae* are very abundantly to be had, yields very fair results. A number of *Comatulae* infested with large full grown *M. glabrum* are taken, and the arms cut away not far from the disc. The *Comatulae* with their *Myzostomidae* are then placed in small deep glasses filled with sea-water, and a gentle current of sea-water is allowed to flow thro' the upper part of the glass. Eggs are laid pretty nearly every day, if not every day, and as these eggs are specifically heavier than sea-water, they sink to the bottom. If after one day the *Comatulae* be placed in a fresh glass, the water in the first glass will contain a number of segmenting eggs or larvae the age of which is approximately known. These may be kept living 4 or 5 days or even more, and examined at any stage. But by this method the eggs obtained are not very numerous, and after the *Comatulae* have been in the glasses a few days they usually break up, and then the parasites die.

Whenever it was desired to examine the larvae contained in a glass, in the case of both naturally and artificially fertilised eggs, the water was filtered down to a small bulk. In this way a number of larvae could be obtained in a very small quantity of water at the bottom of the filter.

This laborious method of obtaining larvae was superseded in the later portion of the work by the discovery of an easy method of obtaining artificial fecundation. A number of full sized *Myzostomidae* are removed carefully from their hosts, and placed in a small shallow glass,

Digitized by Google

such as a watch-glass, along with about two or three teaspoonfuls of freshly filtered seawater; the animals are then well teased with clean needles, so that a great number of eggs and spermatozoa are obtained in the seawater. The mixture of pieces of *Myzostomidae* is well stirred up and allowed to stand for two or three hours. Then the pieces of *Myzostomidae* are picked out with needles, and the water with its contained eggs thrown into a glass full of freshly filtered seawater. This glass is covered, and placed under the ANDRES air-apparatus, by which means a gentle current of air can be passed through it, and the water kept well aërated.

Development then goes on and the larvae may be examined at any stage. It is easy to get them to develop for five or six days, but beyond that the usual well-known result ensues — most of the larvae die. It is well to renew the seawater every second or third day. This is easily effected. The minute larvae always remain at the bottom, and thus allow of the pouring away of the greater portion of the water, and so of its renewal.

It is necessary to take at least four or five *Myzostomidae* in each experiment, for as the animals are hermaphrodite, self-fertilisation must be as far as possible avoided. The number of instances in which it can occur is, of course, very much diminished by increasing the number of individual *Myzostomidae* used in each experiment.

For the investigation of the later stages of the development — that is of the post-larval stages — the *Comatulae* were slowly killed in the well-known mixture of alcohol and seawater. The *Comatulae* were placed in a vessel containing a mixture of seawater with ten per cent Alcohol. When dead they were individually seized with forceps, and well shaken in the mixture. The small *Myzostomidae* of both species, and also the full grown *M. cirriferum* are thus shaken off in great numbers, and fall to the bottom. The superabundant water is poured off, and alcohol is gradually added until the animals lie in 90 % Alcohol. A great number may be then stained together and mounted for microscopic examination.

In the following portion of the work I have divided my subject under three heads, viz. Anatomy, Development, and section on the males of *M. glabrum*.

Digitized by Google

Anatomy and Histology.

Although it is not my intention to enter fully into the anatomy and histology of the adult, nor indeed is such a task necessary, for SEMPER[1] and GRAFF[2] have both studied it with great exactness and detail, still there are some points in which I am able to add to our knowledge under this head. These chiefly concern the nervous system, sense organs, and alimentary canal.

Skin and Sense organs.

As is already well known the skin of *Myzostoma* is made up of a cuticle underlying which is a layer of cylindrical ciliated epithelium. This cylindrical epithelium is composed of cells the bases of which do not rest on a basement membrane, but are prolonged into processes which stretch into the sublying cutis (fig. 32).

Whether they are there connected with nerve ganglion cells or not, as Flemming has described in Molluscs, I have not been able to determine, but hold it for probable.

Fig. 32 is a camera lucida drawing under $^1/_{18}$ in. Homogeneous Immersion. In the other figures in the plate the epidermis is represented somewhat diagrammatically as if it were composed of cells which are cylindrical along their whole length.

The nuclei of these epithelial cells are pretty large and rounded, and stain deeply. When a well preserved section of the epidermis is examined under very high power, such as that of an $^1/_{18}$ in. Hom. Immersion, the protoplasm of the cell is seen to be finely striated, the striae passing from the nucleus to the external surface (fig. 32). This striation is the optical expression of fine protoplasmic threads, which are indeed the cilia, or rather direct processes of them. Thus the cilia pass through part of the protoplasm of the cell, and are directly connected with the nucleus[3].

In fig. 31 which is part of a section of the skin certain curious rods are seen, these I take to be a sort of sense organ, probably of touch. The preparation is from an animal killed and stained with osmic acid. It is seen that these sense organs consist of short spindle-shaped rods of considerable length. They are composed of chitin, and show a double contour, and hence are hollow. They are set directly on the cuticula, not

[1] l. c. [2] l. c.

[3] These fine striae are not well shown in the figure.

Digitized by Google

very widely apart. They are not very numerous, and in the whole series of sections of one animal not more than seven or eight were found. The only case in which I found them was in a perfectly normal individual *M. glabrum*, killed with osmic acid. I have never found them before or since. Their only possible function must be that of touch.

It is very curious that they should only have been found in one individual, and this fact I can only explain by the supposition that they are disappearing sense organs. In the particular individual in which they were found their presence may be due to a reversion to an ancestral condition. Their absence in other individuals cannot be explained as due to bad preparation, for they were not to be found in specimens prepared in exactly the same manner as this particular individual, and indeed prepared with special reference to these supposed sense organs.

Nervous System.

The nervous system was first discovered by LOVÉN, and was described more in detail by SEMPER[1] in *M. glabrum*. SEMPER referring to its finer structure says: »Es besteht nämlich aus einer feinkörnigen äußeren ziemlich dicken Schicht, und einer centralen länglichen Masse, welche innen ziemlich viel dunkler gefärbt ist, als die Rindenschicht und aus zelligen Elementen zusammengesetzt zu sein scheint. . . . An frischen, in Seewasser untersuchten Präparaten sieht man jedoch deutlich, dass diese centrale Masse ganz abgeschlossen ist und auf keine Weise durch Fasern mit den Nerven in Verbindung steht.« The central mass described by SEMPER was considered by GRAFF[2] to be made up of large ganglionic cells.

With regard to the finer structure of the nervous system, it is indeed divisible into a central dark mass and an outer lateral much lighter portion. The lateral mass however is not »feinkörnig«, but rather composed of numerous nerve fibres and connective tissue elements (figs. 33 and 34). It contains but few cells, and these apparently all or mostly connective tissue cells. As one might expect the central mass is not closed off from the lateral parts, but is a direct continuation of them. It is a dense cellular mass made up of connective tissue cells and nerve cells. In some cases it shows traces of a division into two lateral halves by means of connective tissue septa which pass part way into the central mass (fig. 33).

The connective tissue cells are numerous, rounded or slightly oval

[1] l. c. p. 54. [2] l. c. p. 56.

Digitized by Google

and thickly packed. The ganglion cells (*g.c*) are large, with large nucleus and deeply staining nucleolus. They are few in number, never more than six or eight being seen in one transverse section.

They possess an undetermined number of processes which end in nerve fibres. These ganglionic cells seem to be confined to the portion of the nervous system from which nerves, and especially large nerves are given off. We have indeed in their arrangement traces of a series of ganglia, which however by degeneration have lost their primitive character of segmental ganglia.

The whole nervous system is enclosed by a layer of connective tissue, and lies in the connective tissue under the alimentary canal (fig. 37 and 38).

With regard to the number of nerves, their course etc. described by Prof. GRAFF[1], I have nothing new to add, and can only say that I have failed entirely to find any oesophageal collar. If such a collar existed, and especially if it had the form and relative size figured by GRAFF in Plate XI fig. 8, it could hardly escape being seen in sections. Prof. GRAFF only found it once in *M. cirriferum*, and then under the dissecting microscope. In spite of all a priori probabilities and all possibilities of its presence I cannot but think that at present the evidence is a little uncertain.

Against a priori reasoning in favour of its presence it may be urged that *Myzostoma* has no head and no head sense organs, hence can have no use for a supra-oesophageal ganglion and nerve collar or for either. The rest of the nervous system, which chiefly supplies muscles, in spite of its size, is not very highly developed. Indeed the whole condition of the nervous system points to degeneration.

Alimentary Canal.

A few words as to the character of the epithelium in different portion of the canal. The epithelium is cylindrical throughout, but on the dorsal side of the stomach it is not so high as and more square than on the ventral (fig. 35). This condition is reversed in the intestine, there it is the ventral portion which is flattened while the dorsal portion is composed of long narrow cells (figs. 37 and 38).

[1] l. c. p. 56.

Digitized by Google

Development.

The egg.

The ovary of *Myzostoma* is not a well defined organ. The ova are scattered and lie in and among the connective tissue. The development of the ovaries is not known, a gap in our knowledge which I hope later to fill up, but since the ovary fills up all the body space, not occupied by the testes and nervous system, between the alimentary canal and the skin, it can be regarded as derived from the epithelium of the body-cavity, which by the great development of the sexual organs has become greatly modified so that it has practically as a body-cavity disappeared, only the parts concerned in the sexual function remaining. Perhaps rather we may say the whole of the epithelium of the body-cavity has acquired the function of producing sexual cells.

In a transverse section of a mature hermaphrodite one meets ova in all stages of development lying in nests of connective tissue (Pl. 2 fig. 36). The youngest ova are small, possess only a dark staining nucleus, and no germinal spot, and are hardly distinguishable from connective tissue cells.

Soon a germinal spot is formed by the collection of the chromatic substance of the nucleus, and the growth of the achromatic substance. Thus even in young ova of 0,008 mm in diameter we find a darkly staining germinal spot (fig. 36) enclosed in a germinal vesicle of fairly large size. The germinal vesicle has a distinct membrane and clear non-staining contents. The protoplasm of the egg is somewhat granular. In the course of its development yolk is formed in the egg, perhaps in the way described by WILL[1] in Amphibia and Insects, for I have noticed and figured small bodies in the germinal vesicle and in the protoplasm of the egg (fig. 39 *k*, *f*, *p*) which seem to proceed from the germinal spot. These bodies appear to me to be exactly analogous to, and to have the same characters as those in Amphibia and Insects. My friend's complete paper is not yet published, so I will only draw attention to the fact. In the ripe egg (fig. 1) one sees usually a dark-coloured mass in the protoplasm, which I identify as the so-called yolk-nucleus of other animals. It is situated at the vegetative pole of the egg, and has usually not very well defined outlines; but in some cases of hardened and stained eggs it seems to have a curved sharp

[1] WILL, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zool. Anzeiger. 1884. No. 167. 168.

Digitized by Google

well defined form. Probably this is due to the effects of reagents. The mature eggs, when squeezed out of the body in mass, are of a delicate pinkish colour. In diameter they are in the average 0,036 mm with germinal vesicle of 0,012 mm and germinal spot of 0,004 mm diameter.

Spermatozoa.

Under this head I will only say that one very often notices quantities of undeveloped mother-cells of Spermatozoa in the vasa deferentia of the male of *M. glabrum*.

Fertilisation.

The usual preliminary to fertilisation here as in other cases is the formation of the polar bodies. Usually there are two in number. About a quarter, more usually half an hour, after the egg leaves the body the first polar body is pinched off (fig. 2). The egg becomes somewhat flattened at one pole, and a small perfectly clear vesicle is pushed out. Shortly after the formation of the first the second polar body is also formed, and the egg is ready for fertilisation (fig. 3). The second polar body is often larger than the first. Among my notes is one to the effect that the polar bodies appear sometimes to be formed after segmentation has actually commenced. If this be the case it would lend some support to the view, advanced I think by one of the Professors Hertwig, that the formation of the polar bodies is to be regarded as abortive attempts at segmentation. After fertilisation the egg becomes surrounded by a membrane.

Segmentation.

Segmentation usually commences three hours after the eggs are laid. It is complete but unequal, and indeed follows the usual Chaetopod type. It has already been fairly described some 18 years ago by Metschnikoff [1], but as there are some additions to be made, and in order to give a complete picture of the whole course of development, any recapitulation may not be out of place. Segmentation usually begins in the artificially fertilised egg two or three hours after it leaves the body. The fertilised egg lengthens somewhat, the usual nucleus spindle is formed, and division takes place. Two segments are formed, one of which, viz. that at the animal pole of the egg is very much smaller than the other, being in fact not more than a quarter the size of the other. The yolk and yolk-nucleus are confined to the larger seg-

[1] l. c. p. 237.

Digitized by Google

ment (fig. 4). A period of repose then ensues. Fifteen minutes after the first division, the larger of the two segments divides and once more in such a manner that one of the resulting segments greatly exceeds the other in size (fig. 5). Thus there are now three segments all of unequal size, viz. a small segment as the result of the first division, a larger segment and one double the size of this, the latter two formed in the second division. Again there is a pause about a quarter of an hour and then the rhythmic act of segmentation proceeds. In the next division the smaller of the two last formed segments is alone concerned. It divides into two pretty equal halves. At this stage (fig. 6) the segmenting egg consists of three pretty equal small spheres; the future epiblast, and one large hypoblastic sphere, the latter containing the yolk, and also the yolk-nucleus, which at this stage is still visible.

The succeeding stages vary somewhat, tho' the final result is the same. Indeed here we have variations similar to those recorded by WILSON[1] for *Renilla*. The variations here are not so numerous, indeed they are only two in number. The first mode is a successive division of the epiblastic spheres commencing with the one first formed, that is, with the smaller of the two first formed segments. Its division is followed by that of the other two epiblastic spheres, one after the other (figs. 7, 8, 9).

In the second mode the whole three of these epiblastic segments may divide simultaneously (fig. 9). In both cases we get as the result one large hypoblastic segment, and six small epiblastic segments, which form a hood or cap over the former (fig. 9). The hypoblastic segment now divides into two equal spheres (fig. 10), in some few cases this division only takes place after some of the epiblast spheres have again divided (fig. 11). The epiblastic spheres now all divide and in doing so grow more and more over the hypoblastic cells. The division goes rapidly on, but is very difficult to follow in such small elements. It results in the enclosure of the hypoblast cells within a layer of epiblast cells. The point where the epiblast cells meet, viz. the blastopore, closes, but on its site is formed the future mouth. A stage just before the closure of the blastopore is shown in optical section drawn under $^1/_{18}$ in. LEITZ Homogeneous Immersion in fig. 13. Here the layer of epiblast cells encloses four hypoblast cells, and two mesoblast cells, the latter being darkly coloured for the sake of distinction. All these six cells have been formed by the division of the two hypoblast cells.

---

[1] E. B. WILSON, Variation in the yolk-cleavage of *Renilla*. Zool. Anz. 1882. p. 545—548.

Digitized by Google

Segmentation is completed some few hours after fertilisation, but the embryo is still enclosed in the vitelline membrane. Soon the epiblastic cells acquire cilia and the embryo rotates within the membrane (fig. 12). About twenty-four hours after the egg is laid the embryo is hatched and the free-swimming larval stages are entered upon.

Larval History.

The larval history may be divided into three well marked periods. Firstly the period during which the larval ciliation is not split up into rings. This period extends over the second day after the egg is laid. — Secondly, the period in which rings of cilia are differentiated, and in which the larva is still free-swimming. This period extends from the end of the second to about the eighth day or thereabouts. Lastly, the period in which the larva is no longer free-swimming but has its seat on a *Comatula*.

Earlier larval Stages. — First period.

When the embryo leaves the egg to enter upon its free larval existence it is a minute, somewhat oval, ciliated semitransparent being of about 0,05 mm in length (fig. 14). Its body is made up of an epiblast of one layer of ciliated cells, and of certain larger and darker cells, few in number, enclosed by the epiblast cells. These larger cells are the future hypoblast and mesoblast (fig. 15). Alimentary canal and mouth are not yet developed, and the blastopore has closed. A cuticle is present, of a structureless nature, through which the cilia pass.

The ciliation even at this early stage is not simple and uniform. The larva figured by METSCHNIKOFF is in this respect not correct. The ciliation is difficult to make out, but appears to have much the same sort of peculiarity of arrangement as in the adult. The cilia are not uniformly scattered over all the cells of the epiblast, but are arranged in bunches or clusters, and are somewhat stiff (fig. 14). Nor is it arranged over the whole body, for the future anal region is destitute of cilia (figs. 14 and 15). The larva soon lengthens, and assumes somewhat of a pear shape (fig. 16). Towards the end of the second day, or early in the third, the mouth is developed as an epiblastic invagination on the site of the blastopore. This invagination grows inwards to meet the stomach which has meanwhile been formed as the result of division of the hypoblast cells. The mesoblast cells have also probably increased in numbers, and a little later furnish muscle-cells to the stomodaeum and stomach, some portions of the primitive mesoblast however still remain

Digitized by Google

in an embryonic condition, and these, as will be seen, later lie on each side of the alimentary canal in the hinder region of the larva. The anus too, is now formed at the narrow or pearshaped end. To the ventral side of the anus a papilla grows out, and on the dorsal side of this the anus opens during larval life.

Middle period of Larval history.

The larva now enters upon a series of changes by which it is specially fitted for a course of free larval existence. These changes consist chiefly in the development of provisional setae, and in the restriction of the ciliation to certain regions of the body. These things occur soon after the formation of the mouth. The cilia are absorbed except in certain definite regions. On the »Scheitelfeld« or apex of the praeoral lobe of the larva the cilia become diminished in numbers, but at the same time they grow very much in length, and then form a crown of stiff cilia on the Scheitelfeld (figs. 18, 19, 20). They are few in number, long and fine and radiate somewhat from the centre, adding much to the beauty of the larva.

I have never been able to distinguish a ring of praeoral cilia, and in the absence of this I fear that the *Myzostoma* larva varies from HATSCHEK's[1] typical Annelidan larva. But seeing that in but few Annelidan larvae this complete series of rings of cilia is developed, the absence of this particular ring cannot be taken as strongly militating against the placing of *Myzostoma* among the Chaetopoda. No praeoral circlet of cilia exists in this or any subsequent stage unless we regard the crown of cilia in the praeoral lobe as the remains of one. This we are hardly justified in doing, as will be pointed out later. The region in front of the mouth, that is to say the praeoral lobe, in the larva is very small and not well developed. Indeed the absence of any well marked head region on the adult is reflected in part in the larva. But a very well developed post-oral ring of cilia occurs (figs. 20, 21). The cilia are long, mobile and pretty thickly set. They are especially numerous and long directly behind the mouth on the ventral side.

Further back we get a praeanal circlet of long cilia directly in front of the anus, and a number of long stiffish cilia on the post-anal papilla (figs. 21, 22).

Simultaneously with the above alteration in the ciliation the larva

---

[1] HATSCHEK, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten a. d. Zool. Institut zu Wien. Bd. I. Heft III.

Digitized by Google

acquires provisional setae. These begin to arise towards the end of the second day (fig. 17). They probably arise in epiblastic sacs. On each side of the body and at some distance behind the mouth a pair of chitinous rods are developed. The two setae on each side are formed close together and at the same time. They grow rapidly and when the larva is three days old they are already of fairly considerable size (figs. 19, 20). But they have not then attained their full growth, but continue to grow until the larva is about seven days old (figs. 21, 22). At this time they are very long, even longer than the larva itself.

Subsequent to the third day the setae are usually increased in number, but there is never in the larva a segmentally arranged series of setae, such as GÖTTE[1] described and figured for *Nereis Dumerilii*. A rough sketch of GÖTTE's fig. 19, Plate VI I have given on fig. 29. With the formation of the provisional setae the development of muscles to move them becomes necessary. These latter appear to be formed by the proliferation of part of the primary mesoblast. So that on each side of the body muscle-cells are given off from the mesoblast, and these become attached to and lie in close connection with the inner wall of the setiferous sacs (figs. 27, 28).

At this stage the thickening of the epiblast of the frontal lobe also begins. In other words the larval nervous system begins to be formed. When these things have taken place we have a larva such as is represented in figs. 19, 20 and 21. Fig. 19 represents a larva of *M. glabrum* of 4 days and fig. 20 one of *M. cirriferum* in the same stage of development. The two figures are given so as to admit of the comparison of the larvae of both species. A comparison which readily leads to the conclusion that at this stage the development is practically the same in both species.

The larva of three days is in a condition to provide for its own nutrition, and so is pretty well fitted up for a free existence. It possesses fully formed mouth, alimentary canal and anus. It has two rings of cilia, one immediatety behind the mouth to provide its nutrition, and one in front of the anus to facilitate its locomotion. In addition it has other locomotive organs in the provisional setae, which are well provided with muscles, and subserve the double purpose of locomotion and protection.

Further the larval nervous system is pretty well developed, and

---

[1] GÖTTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1. Heft. Taf. VI Fig. 19, 20.

Digitized by Google

on the surface of the praeoral lobe are planted a number of long fine, stiff cilia which are probably processes of the larval nervous cells, and hence may be regarded as larval sense organs. All these things are figured in figs. 19, 20, 21, 22. During the following days, from the third to the seventh the development consists merely in an increase in size of the larva and in the further differentiation of the organs already present.

It might a priori be expected that on the third day or subsequently traces of segmental organs would be formed. This is however not the case. In spite of very much time and trouble spent in attempts to find such organs the result at all stages of the larval history has been purely negative. I can only conclude that in *Myzostoma* segmental organs are not formed during the larval development. This absence of head kidneys cannot I think be considered as reason for shutting *Myzostoma* out of the group of Chaetopoda, for judging by the observations of GÖTTE it shares this negative character with *Nereis Dumerilii*, at least in his work segmental organs are neither mentioned in the text nor figured in the plates. Further at the time of writing this so little is published concerning the occurrence of larval segmental organs among the Chaetopoda that failure to find them in the larva of *Myzostoma* need occasion little concern. In figs. 21, 22, 23 and 24 larvae from the fourth to the seventh day after fertilisation are figured. The main difference they show from three days larvae consists in increase in size.

The larva can now move about in search of food. Its nervous system has reached a fair development, and is well marked in every individual (figs. 23, 24, *n.s.l*). In fig. 24 especially it is a prominent feature. This figure and fig. 23 show too a ventral thickening of the epiblast, which has now formed. This is the foundation of the future ventral ganglionic mass. The sense hairs on the praeoral lobe have not grown and remain in much the same condition as on the third day (figs. 21, 22, 23, 24, *s.h*).

In fig. 24 is also seen a muscle cord, which like that described by HATSCHEK[1] in *Polygordius* passes from the apex of the praeoral lobe to the head end of the larva.

The alimentary canal is now very fully developed, and has acquired the foundation of the future proboscis. This latter is at this stage not protrusible but is very muscular. It has been formed by the develop-

[1] HATSCHEK, Studien über Entwickl. der Anneliden. Arbeiten a. d. Zool. Institut zu Wien. Bd. I. Heft III. p. 31.

Digitized by Google

ment and arrangement of muscle cells around the stomodaeum. The stomach (fig. 21, 24) is large and well marked off from the stomodaeum and short intestine.

In some larvae the primitive two pairs of setae are the only ones developed, and exist still at the fifth or sixth day, having only increased in length. In most cases however additional setae are formed, and the larva of five days very often has free pairs of long setae, which usually equal the length of the larva itself and very often exceed it (fig. 21, 22). The anal papilla is now well developed and retractile. The anus still opens on the dorsal side of it (figs. 22 and 23). Two sections of five days larvae are given in figs. 27 and 28. In them it is easy to recognise the larval nervous thickening of the praeoral lobe and the muscles and sacs of the setae (*se.s*). But they also show another point. This is that certain of the mesoblast cells remain in an embryonic state as two bands, and are not functional in the larva. These cells (*me.r*) first take on a renewed activity on the later stages, and form in part or entirely the musculature of the permanent feet. We shall have occasion to refer to these later on.

In aquaria placed in the working room of the zoological station of Naples the period of free larval life appears to last for seven or eight days. This is of course at the relatively high temperature, compared with that of the sea, obtaining there. Whether it be of longer duration in the natural state at the sea bottom is not determinable. The larvae appear to be exclusively bottom forms. They swim and creep about the bottom in search of food. This fact coupled with their minute size, never more than 0,08 mm in length, accounts for their not having been previously observed. Small as they are they could hardly have escaped observation had they been surface forms. They are somewhat sluggish creatures and do not move about very much. When they do move it appears to be sometimes by the aid of their setae, sometimes by the aid of their cilia.

Third period of larval history.

The larva described in the preceding pages attains its full development as a larval form when about four days old. When about seven days old its characters begin to alter. Already in fig. 24 the setae are partially cast off.

It is now preparing to take up its adult habitus on a *Comatula*. To this end the provisional setae are cast aside (fig. 23) and the larva moves about with a worm-like motion, reminding one very much, if the

Digitized by Google

comparison may be made without danger of falling into morphological errors, of the crawling of a Tardigrade.

The rings of cilia become again broken up. Fig. 25 shows a larva of eight days. It has lost its setae but has not developed any permanent limbs. However it appears to possess two somewhat ventrally placed processes (*p.p*) which may aid it in its endeavours to attach itself to a *Comatula*. It is the only larva with these processes which I have observed, for usually I was unable to keep them living for so long as in this particular case. Hence the possibility of its being a pathological larva must be borne in mind, and for myself I do not believe it is a normal stage.

In no case have I found larvae in a free state with permanent legs developed or even with traces of them. On the other hand I have found on a *Comatula* a larva (fig. 26) in which only the rudiments of one pair of limbs are present, and these of so small a size that it is inconceivable that they could be of any use to it in finding its way to a *Comatula*, or in retaining its place when there. Hence it may be concluded that in the free state no further stages of development are passed through, and that the rest of the development takes place on the *Comatula*. This conclusion I think may be accepted in spite of the fact that I have been unable to trace actually the passage from the free state to that on the Crinoid. The difficulties which prevent success in all attempts in this direction are twofold: the extreme smallness of the larvae and the well known difficulty of keeping chaetopod larvae living for many days together. In any case the stages not observed cannot be of any great importance, since it is pretty certain that no permanent claws are developed until the larva is on its host. And certainly no other organs are developed till then.

And now it becomes a very interesting question as to how the larvae get on a *Comatula*, or even find one at all. It is certain that when in possession of provisional setae and ciliated rings it does not take possession of its host, for if it did, such larvae would be found among the animals which fall off in the alcohol when a *Comatula* is killed in the way described in the earlier pages of this paper. But no larvae with provisional setae are found there, and the youngest found (fig. 26) has traces of one pair of permanent legs.

The muscular processes figured in the one larva (fig. 25) even if they be such, can hardly be of much service. And indeed I am inclined to think that the larva finds its host in a much simpler manner than by any use of its own limited senses or of its own muscles. Probably the

Digitized by Google

larva finds its way to its host purely by chance. That is to say it is merely carried to the *Comatula* by means of the currents of water caused by the arms of the latter. If a larva, and especially such a minute one as that of *Myzostoma* where caught by this current it would in the natural course of events be carried along the ambulacral groove towards the mouth. If it were able by means of claws, or of some secretion, or even by the use of its cilia, to save itself from being devoured, it would stand a fair chance of further development, and would have the means of increasing rapidly its size in the food current passing along to the mouth of its host.

How it is able without claws to hold its own against the forces tending to draw it into the mouth of the *Comatula* is not easily answered. But that it does so in some way is certain. When possessed of two pairs of claws, its position is pretty secure, for I have observed that at this stage they have a very firm hold on *Comatula*. In the tanks of the aquarium of the Naples zoological station, the *Comatulae* sit in great numbers on the stems of dead corals. But in addition a considerable number take up their position near to or on the floor of the tank. Now it has been shown that the larvae of *Myzostoma* frequent the bottom, and thus *Comatulae* on or near the bottom will be in a better position for becoming host to larvae of *Myzostoma* than those further away. Some observations made in the aquaria seem to show that this is really the case, and thus that the current theory has some foundation. At one time for some days on account of the stormy state of the sea, freshly caught *Comatulae* were not to be had, and so I was obliged to fall back upon those contained in the aquarium of the station. It was then noticed that those *Comatulae* which were sitting on or near the bottom were much more invested with *Myzostoma* than those which clung to the sides of the tank or to the stems of the corals. It has been shown in the preceding pages that the larvae are bottom forms, and a priori it is what one might expect that individual *Comatulae* which frequented the bottom would be much more invested than those living at some distance from it. In this connection it may be mentioned that a *Comatula* seldom or never changes its position if not disturbed. I have observed a *Comatula* sit exactly in the same place on the stem of a dead coral for over a month without changing its position. If this current theory be true an interesting result would follow, viz. that only such larvae as were not too large to be carried by this current would obtain a host and so be in a position for further development. Thus the size of the larvae would be kept within certain limits. Perhaps this is the reason, why the larvae are so small.

Digitized by Google

Chance is an element, which enters into the life history of other parasites besides *Myzostoma*. One need hardly mention the eggs of tapeworms etc.

With its acquisition of a host the larva is led to further development, the end of which is the attainment of the adult form. The cuticula which is not so well developed in the earlier larval stages attains now to some thickness (fig. 45). The ciliation is of the same character as that of the adult. It is no longer confined to definite regions of the body but as in the adult consists of cilia arranged over the whole body in branches or groups.

Certainly the most striking changes consist in the development of the legs. They are formed in the hind region of the larva. This region without taking on at first external segmental characters begins to form segmental appendages. The legs are formed from before backwards, in what are probably epiblastic sacs. At first the setae are straight and without hooks, but they soon become hooked, the direction of the hook being inwards towards the median line. The anterior pair are first formed, and then the other four pairs in succession from before backwards. In addition to the external phenomena observed in the formation of the limbs, there are certain internal processes going on which concern the mesoblast. It was pointed out when discussing the larva of five days old that certain cells of the mesoblast remain in an embryonic state, apparently without function in the larva (figs. 27, 28).

These cells, which occupy a position on each side of the alimentary canal in the hinder part of the larva, now become active, divide rapidly and form a mass of cells, which are well seen in figs. 41, 44 and 48. With the formation of the first pair of legs a certain portion of this mass on each side becomes segmented off from the rest to form the future musculature of the legs (fig. 48). So too in the case of each additional pair of legs. Thus the mesoblast becomes segmented. A little later this internal segmentation extends in part to the external portion of the body, at least in *M. cirriferum* (fig. 48). But in later development the external segmentation is not obvious and in this absence of external segmentation *Myzostoma* resembles *Polygordius*.

During the whole period of the development of the legs the alimentary canal is quite simple in character, and the stomach has no diverticula. The proboscis increases in size and becomes more retractile than in the earlier stages. It is only sometime after the complete complement of legs is formed that the alimentary canal acquires its diverticula.

Digitized by Google

Nervous System.

The nervous system apparently consists in the later development of a ventrally placed mass of cells, which during all the stages of development of legs is closely connected with the skin. In spite of much search I have been unable to find traces in the later stages of the functional larval nervous system, and believe it entirely disappears. Indeed my researches on both larva and adult lead me to the conclusion that no supra-oesophageal ganglion is present in the adult, nor have I been fortunate enough to find any trace of the oesophageal ring described by GRAFF[1]. So far as I can judge the nervous system of *Myzostoma* is as follows. In the larva it consists of a median thickening of the epiblast of the apex of the praeoral lobe. In the later stages of larval life this larval nervous system completely disappears. In the adult the nervous system consists solely of a ventral mass of cells and connective tissue, which mass as will be shown later presents traces of an origin from the fusion of several ganglia.

BERGH[2] has shown that the »Scheitelplatte von *Nephelis* ist demgemäß ein vergängliches Embryonalorgan, dessen Zellen sich überhaupt nicht als Ganglienzellen ausbilden, und das Gehirn entsteht (wie schon SEMPER angegeben) aus den von Anfang an paarig sich entwickelnden und erst später über dem Schlunde sich vereinigenden Kopfkeimen.«

My own researches on *Myzostoma* lead me to accept the above view. Though the »Scheitelplatte« of *Myzostoma* is functional as brain in the larva, I believe it has nothing to do with the formation of the adult nervous system. The larval nervous system like the »Scheitelplatte« of *Nephelis* is only a transitory embryonic organ. In the adult no supra-oesophageal ganglion is developed and no rudiments of it are laid down in the larva. In fact one is led to the conclusion that the supra-oesophageal ganglion of *Myzostoma* in consequence of retrograde development and degeneration has completely vanished from the individual ontogeny.

On the development of *M. cirriferum*.

In the preceding pages the development of *M. glabrum* has been chiefly considered, and now this must be compared briefly with that of

[1] l. c. p. 56.

[2] R. S. BERGH, Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Blutegel. Zool. Anz. 1884. Nr. 164. p. 93.

Digitized by Google

M. cirriferum. METSCHNIKOFF's paper[1] on the development of the group referred chiefly to *M. cirriferum*. I have not given in detail the development of this species, firstly because the segmentation has already been described and figured by METSCHNIKOFF, and secondly, because the development differs only in the minutest details from that of *M. glabrum*. A few words may be added here. The egg does not differ appreciably in size from that of *M. glabrum*. The eggs of *M. cirriferum* however seemed to be a little more transparent than those of *M. glabrum*. The segmentation is practically identical in both species. But when the first two segments are formed the larger of the two does not exceed the smaller in size to the same degree as in *M. glabrum*. This is even more the case when three segments are present, then all three do not differ much in size. Still the future hypoblast cell is larger than the other two. This has been correctly figured by METSCHNIKOFF. It is due perhaps to the fact, that the egg of *M. cirriferum* possesses rather less yolk than that of *M. glabrum*. Further it may be remarked that in METSCHNIKOFF's fig. 6, pl. XIII one of the segments has obviously been overlooked and is not figured. My figure 10 shows this stage.

In the further development the larvae are exactly alike in both species. In fig. 20 I have given a larva of *M. cirriferum* at the age of three days, and by its side fig. 19 one of *M. glabrum* aged four days. The resemblances, almost amounting to identity, will be obvious at once. It is the same in the further development.

Systematic position.

It may be questioned whether any animal has been so pushed about from one division of the animal kingdom to another as *Myzostoma*. The most diverse views have been and are still held as to its proper systematic position.

This is no doubt due in great part to the absence of any complete knowledge of its development. But now that this gap is in great part at any rate filled up, it may be hoped that the genus will be allowed to enjoy a little well-earned repose.

Its discoverer, F. S. LEUCKART, regarded it as a Trematode. JOHANNES MÜLLER and LOVÉN were inclined to place it among the *Tardigrada*, LOVÉN at the same time holding it to have affinities with the higher Annelida. SIEBOLD looked upon it as a link between the *Chae-*

[1] l. c.

Digitized by Google

topoda and *Trematoda*, but placed it among the *Chaetopoda*. By Van der Hoeven it was classed among the parasitic *Crustacea*, while Diesing classed it with *Histriobdella* among the Leeches. It has been placed among the *Turbellaria* by M. Schultze, among the *Crustacea* by Leydig and Carus, while Semper considered it impossible without knowledge of its development to determine its position with any pretension to certainty. Nevertheless his figure of a larva with two pairs of legs, and some external resemblance to a *Nauplius* led Carus and others to the conclusion, that the group had some relationship with the *Crustacea* — a view held so recently as 1881 by Prof. Hensen in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. VI. p. 99, who speaks of it as a small »Krebschen«. Four Zoologists have in their works recognised its true nature. R. Leuckart, Metschnikoff, Claus and Bütschli all agree in placing it among the *Chaetopoda* — a position which its developmental history most certainly entitles it to. Graff in his Monograph of the Genus places it near the *Tardigrada* and unites the *Tardigrada*, *Linguatulidae*, and *Myzostomidae* in one division as *Stechelopoda*.

This view is repeated as the result of his latest researches on the Challenger- and other *Myzostomidae* in the Tageblatt der Versammlung der deutschen Naturforscher und Ärzte in Freiburg 1883, report of First Meeting.

It would be useless to enter into a long discussion of the reasons for refusing to place *Myzostoma* among the *Trematoda*, Leeches, *Turbellaria* or *Crustacea*. They are obvious on the face of it, for the development as described in the preceding pages and figured in the Plates cannot be made to fit in with the development of any of these groups. And thus there only remain to discuss the claims of the *Tardigrada* and *Chaetopoda*. Reasons must be given against their relationship to the *Tardigrada*, because they have been placed near these by the greatest authority on the genus, Prof. Graff. So far as I know the only paper we possess on the development of the *Tardigrada* is one published in 1851 by Kaufmann[1]. The development is there described and figured as being a direct one, and in no way does any part of the segmentation and complicated development of *Myzostoma* allow of comparison with that of *Macrobiotus*. Nor are the superficial resemblances in adult anatomy such as really to justify an assumption of relationship. Some species of *Myzostomidae* like the *Tardigrada* are hermaphrodite, but

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. — A remarkably good paper considering that it was written long before our modern methods of research were invented.

Digitized by Google

some such as *M. cysticolum* etc. are bisexual. Neither are the sexual organs built on the same plan in both groups. In the *Tardigrada* the ovary is a small well defined compact organ producing a few large eggs, according to KAUFMANN seven or eight in number. In *Myzostoma* it is not a compact organ, but is scattered throughout the body and produces great numbers of minute eggs. The complicated male organs of the *Tardigrada* to an even less degree show resemblances to those of *Myzostoma*. In the latter the legs are not built on the same plan and are not equal in number to those of *Tardigrada*. The *Myzostomidae* are ciliated, the *Tardigrada* not.

But if all anatomical likenesses were granted there would still remain the insurmountable obstacle of the development. The larva of *Myzostoma* with provisional setae is undoubtedly allied to the Chaetopods. Indeed the only group to which it can belong is the *Chaetopoda*. If we compare it with GÖTTE's larva of *Nereis Dumerilii*, a rough copy of which is given in fig. 29, the resemblances will be obvious enough. Both have a praeanal ring of cilia. *Nereis Dumerilii* has also a praeoral ring, while *Myzostoma* has a postoral. Both have mouth, simple alimentary canal and anus. Both have a thickening of the epiblast of the praeoral lobe which functions as the larval nervous system. Both have also a similar ventral thickening of the epiblast, which is the rudiment of the future ventral ganglia.

Both have provisional setae, the only difference here being that in *Nereis Dumerilii* the larva is segmented, while in *Myzostoma* it only becomes so in the later development. So in *Myzostoma* the larval setae are not arranged as in *Nereis Dumerilii*. The latter possesses an eye, while *Myzostoma* does not, but then in *Myzostoma* the region in front of the mouth is somewhat rudimentary and in this rudimentary condition of the praeoral lobe one sees the reason of the main difference between *Myzostoma* and more typical Chaetopod larvae. Owing to this too the praeoral ring has disappeared.

In neither *N. Dumerilii* nor *Myzostoma* are segmental organs to be found, and this negative character obtained in both *Myzostoma* and a true Chaetopod, can furnish no grounds for refusing to classify *Myzostoma* with the Chaetopods.

As to other resemblances in both *N. Dumerilii* and *Myzostoma* the segmentation is complete but unequal, in both it results in an epibolic gastrula, and probably in both the mesoblast arises in the same way. Most, indeed, if not all of the characters of *Myzostoma* speak for its union with the *Chaetopoda*. Its development is quite that of a Chaeto-

Digitized by Google

pod. As in them the segmentation is complete but unequal, a gastrula arises by epibole, the mouth probably arises on the site of the blastopore, a ciliated larva, which later acquires special bands of cilia and provisional setae, leaves the egg. The functional larval nervous system arises as a thickening of the praeoral lobe. In the adult the skin is that of a Chaetopod and the permanent limbs are easily derivable from Chaetopod setae. The alimentary canal is such as one often meets with among *Chaetopoda*.

The nervous system is reducible to a series of fused ventral ganglia. Supra-oesophageal ganglion, and possibly also the nerve collar have disappeared in consequence of loss of sense organs etc. due to parasitic habits. As a consequence too, of parasitism, the sexual organs have undergone great changes, and along with that the segmental organs have partly disappeared.

The ovaries are best regarded as arising from the epithelial lining of the body cavity[1], which they have by hypertrophy completely obliterated. The oviduct opening into a cloaca may perhaps originally have been formed from two segmental organs, for the cloaca is an epidermic invagination, and if it were obliterated the oviduct would open on the median line. The two male ducts are much more easily referable both from position and structure to segmental organs, which still open into the modified remains of the body cavity. In fine I agree with the great Russian naturalist METSCHNIKOFF, who says[2]: »Ich betrachte dieses Thier (*Myzostoma*) als Repräsentanten einer besonderen Chaetopoden-Gruppe, die *Chaetopoda ectoparasitica* heißen können.«

It is indeed perhaps impossible to place the genus near any particular family of Chaetopods. In its development it has resemblances to that of *Nereis*, and perhaps may be classed as a special family of the *Errantia*. And so adopting CLAUS' classification[3], we create a family of *Myzostomidae*, which at present only includes the genus *Myzostoma* with its numerous, about 30, species. The characters of the family being the following: Parasitic Annelids, mostly hermaphrodite, but some few species unisexual. Body flattened and disc-like with short cirri on the margins. Five pairs of legs, converted into hook-like organs. Proboscis and branched alimentary canal. Segmental organs only represented in the ducts of the reproductive organs. Development indirect with larval metamorphosis.

---

[1] I hope soon to settle this and some other points more definitely.

[2] l. c. p. 243. [3] l. c. p. 498.

Digitized by Google

Notes on the Biology of the Genus.

If *Comatulae* be taken from various parts of the bay of Naples the number of both species of *Myzostoma* found on them will be found to vary with the place of capture. In the impure water near the shore the *Comatulae* are infested with very few *Myzostomidae*, while the opposite extreme is reached in those caught in the clear pure water near the island of Nisita, where most of the *Comatulae* are infested with *M. cirriferum* and many of them also with *M. glabrum*. Indeed *M. glabrum* is pretty abundant in this spot, and large specimens are found. The numbers of the two species found on a given *Comatula* vary very much, but the statistics given under this head by Prof. GRAFF[1] — so far as they concern *M. cirriferum* — are not correct. *M. glabrum* is much more rare than *M. cirriferum*, and probably the relative frequency of its occurrence given by GRAFF is correct — that is that about every third *Comatula* is host to a *M. glabrum*. If a living *Comatula* be placed in alcohol a great number of *M. cirriferum* will fall of it, especially if the animal be shaken in it. Probably the usual number of *Myzostoma cirriferum* on one *Comatula* is on the average at least double the number ten given by Prof. GRAFF. In some cases great numbers may be found on one *Comatula*. In one example I counted on a disc and a small portion of the arms of a *Comatula* killed in sublimate not fewer than 23 large *M. cirriferum*. The remainder of the arms had been cut away, and probably those portions had many *M. cirriferum* on them.

The number of large *M. glabrum* crowded around and partly within the mouth of a *Comatula* is often such, that it is hardly possible that the host can get much to eat for itself. The food of *Myzostoma* is naturally limited to some portion of that of *Comatula*. It chiefly consists of Infusorians, Algae, Diatomaceae and other minute organisms. In fig. 35 is figured part of a transverse section of a male of *M. glabrum*, which has devoured and partly digested some of the eggs of the hermaphrodite on which it sat.

The time of reproduction does not appear to me to be confined to any particular season of the year. Although I have not investigated living *Myzostomidae* in summer and autumn it appears to me that GRAFF's view that summer is the chief period of reproduction, at any rate in Naples, is not correct. *Myzostoma* like many other parasites seems to be compelled to be continually in a state of sexual maturity

[1] l. c. p. 76.

Digitized by Google

during the whole year in order to preserve the continued existence of the species.

During the winter and spring I have examined great numbers of both species, and in all cases in which the animal was of fair size it was sexually mature. If GRAFF's view were correct, we should expect to find numerous immature individuals in the winter and spring and few mature ones, whereas great numbers of mature individuals occur. I have found naturally fertilised eggs in no small quantities in the middle of winter. In winter and spring one also finds young in great numbers. With regard to his assertion that at Trieste he has oftenest observed in autumn the sitting of a young one on the back of an old one, I can here only remark, that Prof. GRAFF's so-called young ones are no young ones at all, but fully developed males; the matter is dealt with fully in the next section.

The males of *M. glabrum*.

»It must have struck most naturalists as a strange anomaly that, both with animals and plants, some species of the same family and even of the same genus, though agreeing closely with each other in their whole organisation are hermaphrodite and some unisexual.« — DARWIN, Origin of Species. Sixth edition. 1880. p. 79.

SEMPER, in his paper on the genus *Myzostoma*[1], described how he once saw »ein kleines *M. cirriferum*, welches nur ausgebildete Zoospermien enthielt, in der Weise auf einem großen, mit entwickelten Eiern versehenen Individuum derselben Art sitzen, dass die eine männliche Geschlechtsöffnung ungefähr in die Nähe des Afters zu liegen kam«, and adds »spätere Untersuchungen müssen diesen Punkt aufklären«. The same phenomenon had previously been seen by O. SCHMIDT, and curiously enough set down by him as a character of *M. glabrum* that it possessed a knob-like process (Knopf) on the anterior end of the back.

SEMPER only observed it once and then in *M. cirriferum*. I have never observed it in that species in spite of much search, nor does Prof. GRAFF appear to have done so either. I have observed the phenomenon in *M. glabrum*, and must say against SEMPER's view that this so-called young one never takes up such a position that its male

[1] l. c.

Digitized by Google

genital aperture of either side comes to lie anywhere near the cloacal aperture of the animal on which it sits.

GRAFF[1] recognised SCHMIDT's »Knopf« »als ein auf dem Rücken des alten sitzendes Individuum derselben Art«. He further says: »Ich habe an meinen Spiritusexemplaren nicht selten, sehr häufig aber an lebenden Myzostomen in Triest diese Erscheinung wahrgenommen, welche mit dem Herbst an Häufigkeit zuzunehmen scheint, da ich sie nie so oft wie im September beobachtet habe, in welchem Monate in Triest nahezu ein Dritttheil der ausgewachsenen Individuen von *M. glabrum* mindestens je ein Junges auf dem Rücken trug. Doch fanden sich deren auch bis drei Stück auf einem alten. Dabei ist die Verbindung eine so feste und der Rand der Jungen so dicht dem Rücken der Alten angepresst, dass die Lostrennung der ersteren nicht leicht vor sich geht und jedenfalls nicht, ohne die (wie ich mich an Durchschnitten überzeugte) oft bis unter den Hautmuskelschlauch eingestoßenen Haken abzubrechen. Ich fand unter den aufsitzenden Individuen solche von mikroskopischer Kleinheit bis zu solchen von $1^1/_2$ mm Länge. Fig. 11 der Tafel I stellt zwei so verbundene Individuen dar, und man sieht, wie das Junge seinen Rüssel möglichst weit vorstreckt, um über den Vorderrand des Alten hinweg dem Mundrande der *Comatula* — der Vereinigungsort der Nahrungszuströme — nahe zu kommen. Die beträchtliche Größe, welche die so aufsitzenden Thiere erreichen, beweist am besten, dass zu dem Gedeihen des Parasiten eine directe Berührung seines Wirthes gar nicht nothwendig ist — er will in der That die Nahrungszufuhren mit ihm theilen. Findet nun das Junge, wenn es, seine freie Lebensweise aufhebend, sich zur Ansiedlung anschickt, den ganzen Mundrand der *Comatula*, an die es eben geräth, bereits besetzt, oder kommt es zufällig an einen Platz, wo bereits ein altes Thier sich festgesetzt hat, so krallt es sich eben ohne Schaden für seine Ernährung auf dem Vorderrücken dieses fest. Eine andere Bedeutung kann ich dieser Erscheinung nicht zuschreiben«[2].

I have quoted GRAFF's views on the matter at full length, because I am led to disagree with him in toto as to the nature of these so-called young ones. They do occur, but they are not young ones but fully developed males, usually with numerous fully developed and functional spermatozoa. In fact *M. glabrum* is not as all previous observers, including the latest Prof. GRAFF, have considered a simple hermaphrodite,

[1] l. c. p. 75. [2] l. c. p. 75—76.

Digitized by Google

but is hermaphrodite with fully developed and highly organised males (fig. 30).

In size these males vary very much from $^1/_{10}$ mm to about 1 mm in length, which is about the maximum. I have never found them larger than 1 mm, and two which I kept living on their host for over a month died without increasing even in the least in size during that period. — The hermaphrodite forms on which they sit always exceed them very much in size. In most respects except in the total absence of all trace of female organs the males resemble in their anatomy the hermaphrodites on which they sit.

But in the males the nervous system seems to be richer in ganglion cells than in the hermaphrodite. A definite body cavity also seems to be present. It is small in size and lies above the alimentary canal in the position of the so-called uterus of the hermaphrodite (fig. 35, 37). In the males the male genital organs are well developed and generally occupy a considerable portion of the body. In transverse section the testes are seen to fill up all parts of the body not occupied by muscles, alimentary canal and nervous system (figs. 37, 38). These males usually sit on the extreme front of the dorsum of the hermaphrodite, and not as one might expect, and as indeed SEMPER stated, near the female genital aperture. This position they probably take up in order, while being in close connection with the hermaphrodite, to get more food; for there they are nearer the mouth of the *Comatula*. This explanation of their position is indeed the same as that given by Prof. GRAFF, but unlike his explanation it is not given as the reason why they sit on the hermaphrodite form. He thought they were young which were either crowded out from the mouth region of their host or in the cases when only one or two individual *M. glabrum* were parasitic on a *Comatula*, which in leaving its free life had chanced to crawl up the back of one of the individuals already there, and finding it could get plenty of food there it remained. He pictured them with proboscis long extended in order that they might get as much nutriment as possible. But this figure[1] was probably taken from a specimen preserved in alcohol. If so this sufficiently accounts for the extended proboscis, for all *Myzostomidae* killed in alcohol and seawater die with proboscis extended.

These males occur in nearly all cases in which a large hermaphrodite *M. glabrum* occurs solitary on a *Comatula*. Rarely one finds a

[1] l. c. Plate I fig. 11.

Digitized by Google

male form where two or more hermaphrodites are sitting together on a *Comatula*, and this fact is worthy of notice, for if Prof. GRAFF's explanation were correct, they would occur oftenest, where several *M. glabrum* are parasitic on one Crinoid. Very rarely have I found two males on one hermaphrodite form (fig. 30). The hermaphrodite forms on which the males sit are always large, and contain numerous fully developed ova. In many cases also fully developed spermatozoa, but in some cases the testes are small and not well developed and thus the hermaphrodite becomes physiologically to all intents and purposes female. In these hermaphrodites the vasa deferentia are never absent. Even when the testes in these cases are well developed and contain ripe spermatozoa, they show nothing approximating the number of spermatozoa found in the much smaller males.

I have found these males at all times between November and April. GRAFF thought these so-called Junge occurred oftenest in Trieste in autumn, whether there is any real periodicity in their occurrence is doubtful. — More probably they occur at all times — at any rate in Naples.

The discovery of males with hermaphrodites in this group is not without interest. Their occurrence was known among *Arthropoda* where DARWIN[1] described them as complemental males under the *Cirripedia*, but their origin and meaning remained an enigma to him. It will be interesting before discussing the whole question to examine the results to which DARWIN arrived among the *Cirripedia*.

He found that in the genus *Ibla* the ordinary individuals were not hermaphrodites, but females in whose body sac one or two little worm-like bodies occurred. These proved to be the males of the species examined, *Ibla Cumingii*.

Such a thing had nothing very much unusual in it. But he found in another genus of Cirripedes, *Scalpellum*, these little »complemental males« in much greater numbers, and in this case the individual in which they occurred was hermaphrodite.

In all, four different cases are described by DARWIN as occurring within the limits of the genus *Ibla* and *Scalpellum*.

These are: 1) a female, *Ibla Cumingii*, with a male or rarely two permanently attached to her, protected by her, and nourished by any minute animals which may enter her sack; 2) a female *Scalpellum ornatum* with successive pairs of short-lived males, destitute of mouth

[1] DARWIN, Monograph of the *Cirripedia*. Vol. I.

Digitized by Google

and stomach, inhabiting two pouches formed on the under side of her valves; 3) hermaphrodites with occasionally one, two or three males, capable of seizing and devouring their prey; 4) and an hermaphrodite *Scalp. vulgare* with »from one or two up to five or six short-lived males without mouth or stomach.«

Lastly we have the ordinary hermaphrodite Cirripedes. Thus we have among the Cirripedes all stages from unisexual forms to complete hermaphrodites.

I shall proceed to show that within the much narrower limits of the genus *Myzostoma*, we have the same passage from the unisexual condition to the hermaphrodite, or if one will vice versâ. My researches had already led me to the conclusions regarding the sexuality of *M. glabrum* detailed in the preceding pages, which conclusions I indeed arrived at about the close of last year 1883, when in January of this year Prof. GRAFF's most recent paper[1] on the genus arrived in Naples. This short paper contains a description of a number of very interesting new species, 21 in number — among them those collected by the Challenger Expedition. Most of the forms are hermaphrodite, but three forms are especially interesting as being unisexual. These three species are all cysticolous. *M. cysticolum*[2] (Graff) is imperfectly bisexual. The female is 2 mm in diameter, its body cavity is filled with ova and only very scanty rudiments of testes are present, and there are no male sexual apertures. In the small male, which is only 0,8 mm in diameter there are only testes and no traces of female sexual openings. »Im Männchen .... finden sich bloß die beiden compacten Hoden und keine Spur von weiblichen Geschlechtsöffnungen.«

Thus this species is not perfectly unisexual, but when we come to the second and third of the three species we shall find there no traces of male organs in the female, and thus these two species are perfectly unisexual. In *M. inflator* the female is 2,2 mm in length and the male 0,9 mm. GRAFF[3] says: »Reste von Hoden bei dem Weibchen dieser und der folgenden Species (*M. Murrayi*) nicht constatirt.«

M. Murrayi, the third and last of the three, is very large. The female is 5,5 mm in length, the male 1,3 mm. As stated above this species is perfectly unisexual. DARWIN[4] described forms within the *Cirripedia*, which showed all stages from the unisexual state to the

[1] Bulletin of the Museum of Comp. Zoology. No. 7. XXVI. — GRAFF, Verzeichnis der von den United States Coast Survey steamers »Hassler« und »Blake« von 1867—1879 gesammelten Myzostomiden.

[2] l. c. p. 133. [3] l. c. p. 133. [4] l. c.

Digitized by Google

hermaphrodite, and here we have the same thing within the much narrower limits of one genus.

It now becomes of importance to endeavour to find out, which is the more primitive condition, hermaphroditism or unisexuality in these particular cases. Most writers[1] on Zoology have simply assumed, that the hermaphroditism of such forms as *Myzostoma* and the *Cirripedia* is the primitive condition. The problem which of the two states is in particular cases the original has been but little attacked.

We are, I think, entitled to assume that among the *Cirripedia* hermaphroditism is secondary. For the lowest Crustaceans are all unisexual, and it is only in such highly modified forms as the *Cirripedia* and *Rhizocephala* that we meet with hermaphroditism. Indeed from a survey of parasites generally one might almost say, that they have a tendency to become hermaphrodite, or that there is a tendency in parasitic life to produce hermaphroditism.

If it be the case that hermaphroditism in *Cirripedia* is secondary then the most primitive of the forms described by DARWIN, at least so far as sexuality goes, would be *Ibla Cumingii*, which is unisexual, and possesses males capable of taking in food. The next stage would be *Scalpellum ornatum*, with successive pairs of short-lived males destitute of mouth and stomach. The third *Scalpellum vulgare*, hermaphrodite with from one to six short-lived males without mouth or stomach. Finally if the period between the appearance of two successive generations of short-lived males becomes, to use a mathematical term, infinite, that is if the males entirely disappear, then we get the ordinary hermaphrodite Cirripedes without males such as *Lepas*.

DARWIN's case 3 has not been mentioned above. In this case of hermaphrodites with males which have mouth and stomach, the passage is more direct from simple unisexual forms.

And now turning to the *Annelida*, we find there just as we found in the *Crustacea* that the lowest forms are mostly unisexual. Only in highly modified forms[2] such as the leeches, and *Oligochaeta* and the parasitic genus *Myzostoma* do we find hermaphroditism.

My own view is that primitively all the segments of an Annelid produce either ova or spermatozoa. Later some of the segments may lose all sexual function while in others, by a gradually acquired ten-

[1] Comp. HUXLEY, Anatomy of Invertebrated Animals. 1877. p. 67, and CLAUS, Grundzüge der Zoologie.

[2] Unfortunately two species of *Polygordius* are hermaphrodite, while one is unisexual.

Digitized by Google

dency towards hermaphroditism, the embryonic sexual cells of one or more segments may become spermatozoa instead of ova, or vice versâ.

Again it should not be forgotten that most hermaphrodites have very complicated sexual ducts etc., which are obviously not primitive organs but adaptations designed in most cases to bring about cross fertilisation and prevent self-impregnation. Such ducts could only arise in pretty highly developed forms, that is to say could only be converted to secondary sexual uses in cases in which they really were present beforehand, and hence only in pretty highly developed forms. This circumstance points rather to a developing hermaphroditism which arose pari passu with the conversion of these ducts to sexual uses, for otherwise self-impregnation would usually occur.

Certain recent researches seem to favour the view of the probable origin of hermaphroditism from the conversion of the parts of the sexual cells of one sex to sexual elements of the other. Many points of great interest are concerned in SPENGEL's critique[1] of two papers, one by BOURNE[2], the other by MARSHALL[3], and in an earlier work of SPENGEL's[4]. SPENGEL in this review declares his conviction that the so-called BIDDER's organ of the Amphibia cannot be regarded as the rudiment of a female sexual organ, whatever else it may be, for it is present in both sexes, and that when a real hermaphroditism occurs among Amphibia BIDDER's organ is not concerned in its formation, but that such hermaphroditism is brought about by the transformation (Umwandlung) to ovary of part of the tissue which in a normal individual forms testes, and that in this ovary so produced the ova attain their normal size and pigment.

BOURNE describes a specimen of *R. temporaria*, which on the right side possesses a well developed ovary, while on the left the anterior end of the ovary encloses an irregular testis not sharply marked off from the ovarial tissue.

MARSHALL describes an individual (*B*) which macroscopically

---

[1] SPENGEL, Zwitterbildungen bei Amphibien. Biol. Centralblatt. Bd. IV. Nr. 8. p. 235—241.

[2] A. G. BOURNE, On certain abnormalities in the Common Frog. 1. The occurrence of an ovotestis. Quart. Journ. Microsc. Sci. Vol. 24. p. 83—86. Pl. IV.

[3] A. M. MARSHALL, On certain abnormal conditions of the reproductive organs of the common frog. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 18. p. 121—144. Pl. VI—VII.

[4] SPENGEL, Arbeiten aus dem Zool.-Zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. III. 1876.

Digitized by Google

seems to be a male, but at the anterior end of the right testis there is a pigmented fold which possesses a number of button-like processes, and on microscopic examination it is seen that these processes are ova, which there lie close to the surface, and are further scattered between the lobules throughout the whole testis. The Müllerian duct is also very well developed.

He found in another individual (*D*) an ovary on the left side with normal eggs, which however show in great part traces of degeneration. On the right side the sexual organ has chiefly the characters of a testis. The sexual ducts are those of a female.

Thus it is seen that in the Amphibia hermaphroditism is brought about by the conversion in some individual of part of its male sexual cells into ova, or of its female cells, if it be a female into spermatozoa, and is not really due to the rudiment of a hermaphrodite state present in all individuals. Further the so-called rudimentary ovary is not concerned in the production of hermaphroditism.

Some interesting researches have recently been published by VON BRUNN[1] on the spermatozoa of *Paludina vivipara*. In this paper the author explains the origin of the worm-like spermatozoa by the hypothesis[2], that there is a tendency in the sexual characters of the male organs of *Paludina vivipara* to produce female characters, and compares very justly the structure of the testis of *Paludina* to the hermaphrodite gland of the *Pulmonata*. He points out that the worm-like spermatozoa occupy the same position in the testes of *Paludina* as the ova in the hermaphrodite gland of *Pulmonata*. He further considers[3] the Pulmonate hermaphrodite gland to be derived from a simpler unisexual state[4].

From all this I think we may gather that at any rate in very many cases hermaphroditism is a secondary condition brought about in the males or females, or in both, of unisexual animals, either by some innate tendency to it or by something in the conditions of existence of the particular species.

It was pointed out further back that among *Crustacea* and *Anne-*

[1] MAX v. BRUNN, Untersuch. über die doppelte Form d. Samenkörper von *Paludina vivipara*. Archiv f. Mikrosk. Anat. Bd. 23. Heft 4.

[2] »Weibliche Tendenz im Hoden.«

[3] l. c. Physiologischer Theil. p. 478.

[4] It is worthy of remark that one often finds in the vesiculae seminales of the male of *M. glabrum*, not small quantities of undeveloped spermatozoa. One might perhaps here in the male assume the existence of a »weibliche Tendenz im Hoden«.

Digitized by Google

lida the unisexual state occurs in nearly all cases, including nearly all the lowest forms, and I think we are now entitled to assume that the more primitive and original state in the genus *Myzostoma* is the unisexual.

And now we are in a position to trace out the development of, and get some clue to the meaning of hermaphroditism in the *Myzostomidae*.

It is obvious that the starting point of the series is the unisexual form such as *M. inflator* or *M. Murrayi*. The next stage in the process is imperfect hermaphroditism with fully developed males. — A hermaphroditism in which male organs are beginning to be developed but are not yet functional. This is seen in *M. cysticolum*. The European *M. glabrum* gives us further development, there we have hermaphrodites with both male and female organs fully developed and functional, but still with males, the males however only in small numbers, and then only when perfect or imperfect hermaphrodites sit singly on a *Comatula*, the forms which possess no males living in groups of two, three, or more, and probably reciprocally hermaphrodite. Lastly, we probably possess in some of the remaining species of the genus perfect hermaphrodites without males, the males having become extinct. This is probably the case in *M. cirriferum*, which usually forms a small colony of several individuals on each *Comatula mediterranea*.

So far as is known the remaining species of *Myzostoma* are hermaphrodite and have no males. It must however be borne in mind that males may and probably will be found in some cases at any rate.

It may be useful and interesting to tabulate the results obtained in the *Cirripedia* and in *Myzostoma*.

Cirripedia.

Ibla Cumingii	unisexual, males possess stomach.
Scalpellum ornatum	unisexual, males without stomach.
Scalpellum vulgare	hermaphrodite with males, males without stomach and quite degenerate.
Ibla quadrivalvis and most species of *Cirripedia*	hermaphrodite without males.

Myzostomidae.

M. inflata *M. Murrayi*	perfectly unisexual.
M. cysticolum	unisexual with rudiments of hermaphroditism.
M. glabrum	hermaphrodite with males.
M. cirriferum and other species of *Myzostoma*	hermaphrodite without males.

Digitized by Google

If the genus *Myzostoma* was once unisexual, what has brought about the change to Hermaphroditism? The answer is probably the following. The necessity of it for the continued existence of some species of the genus. The eggs are very small, and hatch a minute free swimming larva, which has to trust very much to chance to find a future host. Only by the development of a vast number of eggs, and the provision of efficient means for the fertilisation of those eggs is the continued existence of some species of the genus rendered a possibility.

The first condition, the development of a vast number of eggs, is realized to an astonishing degree. One has only to examine a full grown specimen of *M. glabrum* or *M. cirriferum* to assure himself of this. I have often been astonished at the enormous number of eggs contained in one *M. glabrum*. When we consider too that this production of eggs is a continous one extending over at least some months, and that eggs are probably laid daily, it is evident that each individual in its lifetime produces vast numbers of eggs. But the production of eggs is not the only factor. — They must be fertilised. The difficulty of the continued existence of the species is increased by this fact. For if the chances of one larva finding a host are exceedingly small, the chances of two larvae, which when adult will be male and female respectively, coming to occupy the same host must be much smaller. And in many cases only two or more females would get to one host. This latter state of things would become much more intensified if for any reason the number of males produced from the young larvae should in some way or other become diminished. Hence it becomes of advantage to complement the small males by the development in the female of testes, from part of the female organs as in Amphibia. It may well be that at first the testes only become functional in particular cases in which females alone without males occupied a particular *Comatula*. In time the progress to complete hermaphroditism becomes more and more pronounced, and finally in some cases the males become lost.

This extinction[1] of the males may be brought about by a diminution in their size and a corresponding increase in size and number of hermaphrodites, which devote themselves to the production of eggs and sper-

[1] This extinction of the males might be brought about by a periodicity in their occurrence arising. If the periodicity got more and more lengthened, it would in the end become so to speak infinite, and the males would disappear. Compare WEISMANN, Über die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden. Abdruck aus d. Zeitschr. für wiss. Zoologie, 27.—33. Bd. Here such a periodicity is associated with a somewhat different result, viz. Parthogenesis.

Digitized by Google

matozoa, and thus the number of young arising from the union of hermaphrodites, when hermaphrodites are once formed, will greatly increase and probably in the end crowd out of existence the young produced by the union of males with hermaphrodites.

Thus as the result the following conclusions may be drawn.

The term complemental male adopted by the great naturalist is probably not an expression of the true morphological meaning of the phenomenon, physiologically it may be correct. Morphologically it is rather the male organs of the hermaphrodite, which are complemental to those of the male. The males are really primitive, and refer us back to a time when the parent stock was unisexual.

Hermaphroditism, probably all hermaphroditism, had its origin in a unisexual condition. It has been gradually acquired, in some cases perhaps as the result of a tendency in the sexual organs towards hermaphroditism, in others in order to provide for the continued existence of the form. In some cases it is the females, which have become hermaphrodite as, for example, *Myzostoma*, in others it is probably the males, in others still both males and females. In those cases where only one sex has become hermaphrodite, the other sex has probably in most cases become either periodic in its appearance if male, or else extinct.

The foregoing researches were in great part carried out at the Zoological Station of Naples. On the recommendation of Prof. Semper, to whom my best thanks are due, the Senate of the University of Würzburg approved my application for the Bavarian table at Naples during several of the winter months. But as the contract for the table was in October last not yet renewed, I journeyed to Naples without the nomination of the Bavarian government. Prof. Dohrn however very kindly received me and gave me a place in the Station, where I worked from November till the middle of April. For this and many other acts of kindness I beg to tender him my best thanks.

I should like further to express my thanks to the staff of the Station and more especially to Drs. Paul Mayer, Eisig, Brandt and to the Conservator Sig. Salvatore Lo Bianco.

Freiburg i. B., July 17th 1884.

Digitized by Google

Description of the Figures.

Most of the figures in Plate I are from the living object. In the following list the words cam. luc. will be placed after such figures, as are drawn with aid of camera. The rest are drawn with free hand.

General terms.

y.n = yolk nucleus.
p.b = polar body.
b.c = cilia group.
se = larval setae.
m.o = mouth opening.
St = Stomach.
In = Intestine.
ep = epiblast.
hy = hypoblast.
me = mesoblast.
me.c = mesoblast cells.
a = anus.
s.h = sense hairs of praeoral lobe.
n.s.l = larval nervous system.
n.s.a = adult nervous system.
m.c = muscle cord.
pr = proboscis.
p.o.c = postoral circlet of cilia.
p.a.c = praeanal circlet of cilia.
a.p = anal papilla.
a.p.c = cilia of anal papilla.
ap.1 = first pair of adult appendages.
p.p = problematical muscular processes.
s.s and *sc.s* = sacs of setae.
me.r = mesoblast bands.
p.r.c = praeoral ring of cilia.
e = eye.
l.c = broken seta.
n.s = nervous system.
a.c = alimentary canal.
a.c.d = diverticulum of alimentary canal.
ov = ovum.
an.p = anal papilla of *Comatula*.
ma = male.
a.g = ambulacral groove.
hm.f = hermaphrodite form.
c.t.i = connective tissue investment.
sep = septum.
g.c = ganglion cell.
s.r = sense rods.
st.r = striae.
b.c. = body cavity.
f.z = fibrous zone.
c.c = connective tissue cells.
n.r = nerve root.
t = testis.
v.s = vesicula seminalis.
v.d.o = external sexual opening.
m.c.t = mother cells of testis.

Plate 31.

Fig. 1. Unfertilised egg of *M. glabrum*. ZEISS E. Oc.. 2. Cam. luc. Living.
Fig. 2. *M. glabrum* egg. First polar body *p.b*. ZEISS E. Oc. 2. Cam. luc. Living.
Fig. 3. *M. glabrum* egg. Second polar body *p.b*. ZEISS E. Oc. 2. Cam. luc. Living.
Fig. 4—12. Segmentation stages of *M. glabrum*. *ep* = epiblast. *hy* = hypoblast. Mostly ZEISS D. Oc. 2. Cam. luc. All living.
Fig. 13. *M. glabrum*. 24 hrs. larva, killed with 1% Acetic Acid. 1/18 LEITZ Hom. Imm. Oc. 2. Cam. luc. *ep* = epiblast. *me* = mesoblast. *hy* = hypoblast.
Fig. 14. Larva of *M. glabrum*. *b.c* = bunches of cilia. One day old. ZEISS D. Oc. 3. Cam. luc. Living.
Fig. 15. The same somewhat older.
Fig. 16. *M. glabrum*. Two days larva. Living.
Fig. 17. *M. glabrum*. Larva two and a half days old. ZEISS E. Oc. 2.
Fig. 18. *M. glabrum*. Larva of about two days. Living. ZEISS D. Oc. 2.

Digitized by Google

Fig. 19. *M. glabrum*. Larva of four days. Living. *n.s.l* = larval nervous system. *p.o.c* = postoral ring of cilia. *p.a.c* = praeanal ring of cilia. *a.c* = alimentary canal. *se* = larval setae.

Fig. 20. *M. cirriferum*. Larva of three days. Living. Letters as in preceding fig. Actual size of this and preceding larva about 0,04 mm. Zeiss D. Oc. 2.

Fig. 21. *M. glabrum*. Larva of five days. Back view. Littering as in fig. 19. Further *s.h* = sense hairs of praeoral lobe. *pr* = proboscis. *a.p.c* = cilia of anal papilla.

Fig. 22. *M. glabrum*. Larva of five days. Length = 0,64 mm. Side view. Lettering as in figs. 21 and 19.

Fig. 23. *M. glabrum*. Larva of six days. Lettering as above.

Fig. 24. *M. glabrum*. Larva of about seven days. Lettering as above. *m.c* = muscle cord.

Fig. 25. *M. glabrum*. Larva of about eight days. Killed with osmic acid.

Fig. 26. *M. glabrum*. First postlarval stage on *Comatula*. One pair of legs. *ap. l.* *n.s.a* = adult nervous system.

Fig. 27, 28. *M. glabrum*. Longitudinal sections in horizontal and vertical planes respectively of five days larvae. Zeiss E. Oc. 2. Cam. luc.

Fig. 29. Somewhat rough copy of Götte's figure of the larva of *Nereis Dumerilii*.

Plate 32.

Fig. 30. Part of disc of a *Comatula* with large hermaphrodite *M. glabrum* and two males. Magnified 10 times.

Fig. 31. *M. glabrum*. Sect. of skin with touch rods *s.r.* Zeiss D. Oc. 3. Cam. luc.

Fig. 32. *M. glabrum*. Epidermis. *str* = striae due to prolongations of cilia. Leitz $^1/_{18}$ in. Hom. Imm. Oc. 2. Cam. luc.

Fig. 33, 34. *M. glabrum*. Male. Transverse section of nervous system. Zeiss E. Oc. 2. Cam. lucid. *sep* = septum. *g.c* = ganglion cell. *f.z* = fibrous zone. *n.r* = nerve root. *c.c* = connective tissue. *c.t.s* = connective tissue investment.

Fig. 35. *M. glabrum*. Male. Transverse section of alimentary canal and skin. *B.c* = body cavity. *ov* = partially digested ova of hermaphrodite. *ep.g* = alimentary epithelium. Hartnack 5. Zeiss Oc. 2. Cam. luc.

Fig. 36. Part of transverse section of hermaphrodite *M. glabrum*. — *ov* = fully grown ova. *y.o* = young ova. *c.t.s* = connective tissue. Zeiss E. Oc. 2. Cam. luc.

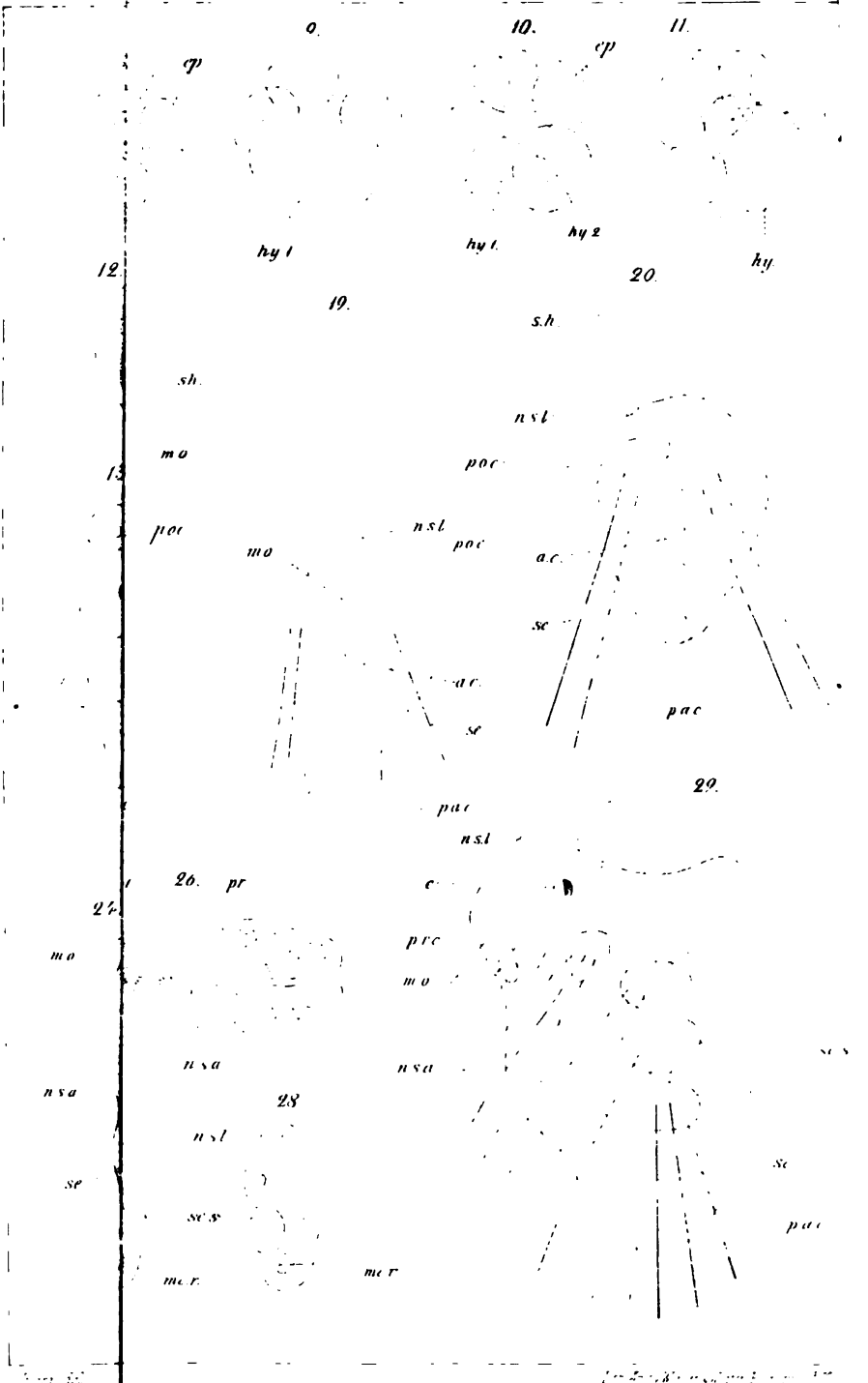
Fig. 37, 38. Transverse sections of male of *M. glabrum*. Hartnack 5. Zeiss Oc. 2. Cam. luc. *b.c* = body cavity. *t* = testis. *a.c* = alimentary canal. *m.c.t* = mother cells of testis. *l.c* = part of foot. *n.s* = nervous system. *v.s* = vesicula seminalis. *v.d.o* = male opening.

Fig. 39. Ova of *M. glabrum* in transverse section. Zeiss E. Oc. 2. Cam. luc. *K.f.p* = portions of germinal spot. *p.e* = protoplasm of egg. *g.v* = germinal vesicle. *g.s* = germinal spot.

Fig. 40—48. Various post-larval stages. Mostly Zeiss E. Oc. 2. Cam. luc. Figs. 41, 44, 45, 48 probably of *M. cirriferum*, not of *M. glabrum*. *a.p* = permanent appendages. *n.s* = adult nervous system. *s.s* = segmental septa. *me.c* = mesoblast cells.

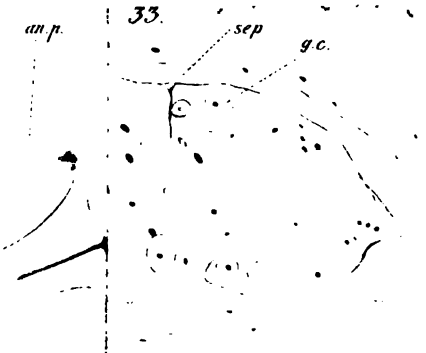
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

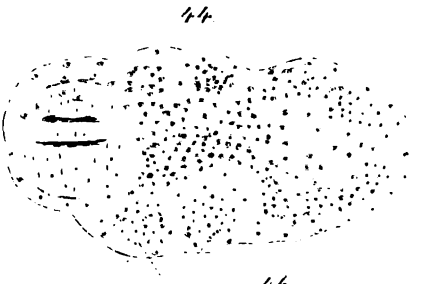
Digitized by Google

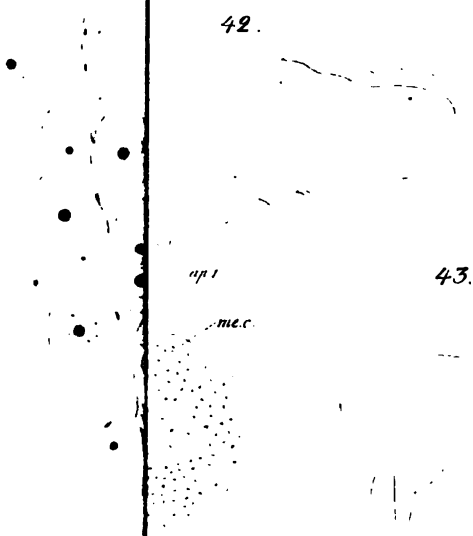


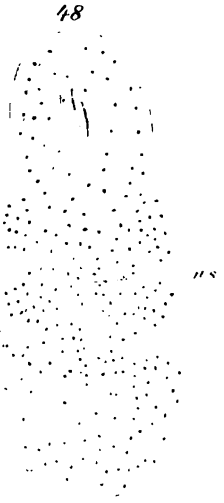
Digitized by Google

Digitized by Google









Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

FOUND IN LIBRARY

SEP 20 1913

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06969 4621

Digitized by Google

Digitized by Google